

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTHEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER

IN GIESSEN.

ZWÖLFTER BAND.

MIT 37 TAFELN UND 28 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1899.

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

1599

Inhalt.

Heft I

(ausgegeben am 15. November 1898).

	Seite
MONTGOMERY, THOS. H., The Spermatogenesis in <i>Pentatoma</i> up to the Formation of the Spermatid. With Plate 1—5 and 1 Text-figure.	1
COHN, Dr. LUDWIG, Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden. Hierzu Tafel 6—9 und 9 Abbildungen im Text	89

Heft II

(ausgegeben am 10. December 1898).

VERSLUYS, JAN, Die mittlere und äussere Ohrsphäre der <i>Lacertilia</i> und <i>Rhynchocephalia</i> . Hierzu Tafel 10—17 und 1 Textfigur	161
---	-----

Heft III

(ausgegeben am 22. Februar 1899).

CARLSSON, ALBERTINA, Ueber Zahnentwicklung der diprotodonten Beutelthiere. Hierzu Tafel 18.	407
COE, WESLEY R., The Maturation and Fertilization of the Egg of <i>Cerebratulus</i> . With Plates 19—21	425
BRAUER, AUGUST, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. II. Die Entwicklung der äussern Form. Hierzu Tafel 22—25	477
HENTSCHEL, ERNST, Beiträge zur Kenntniss der Spinnenaugen. Hierzu Tafel 26—27	509

Heft IV

(ausgegeben am 22. Juli 1899).

	Seite
JAMESON, LYSTER H., Contributions to the Anatomy and Histology of <i>Thalassema neptuni</i> Gaertner. With Plates 28—30 and 1 Figure in text.	535
HEATH, HAROLD, The Development of <i>Ischnochiton</i> . With Plates 31—35 and 5 Figures in text	567
BOLAU, HERMANN, Glandula thyreoidea und Glandula Thymus der Amphibien. Mit 11 Textfiguren	657
RINK, FRANZ, Die Furchen auf der äussern Fläche des Carnivorenhirns. Hierzu Tafel 36—37	711

The Spermatogenesis in *Pentatoma* up to the Formation of the Spermatid.

By

Thos. H. Montgomery Jr., Ph. D.

With Plate 1—5 and 1 Textfigure.

Contents.

Introduction.

I. Reviews of papers on the spermatogenesis of Insects.

II. Observations.

A. The spermatogonia and their mitoses.

B. The 1st spermatocytes from the anaphases to the rest stage.

a) Anaphase.

b) Telophase.

c) The large generation of spermatocytes.

d) Rest stage.

C. The spermatocytic mitoses.

a) Prophases.

b) The 1st spermatocytic monaster.

c) The 1st spermatocytic metakinesis and dyaster.

d) The 2nd spermatocytic division.

D. Summary of observations.

III. General considerations.

IV. Literature list.

V. Explanation of plates.

Introduction.

The object which formed the basis of these studies was a genus of the family *Pentatomidae* (Hemiptera heteroptera). In using, as an aid in the identification of the genus, LEUNIS' "Synopsis der Thierkunde", it was found to come most closely to the genus *Pentatoma*; but since this genus has subsequently become considerably subdivided by the systematists, I am unable to state with certainty that

my specimens belonged to the genus *Pentatoma*, sensu strictiori. Certainly however they are members of the family *Pentatomidae*. Another member of this family was also studied for comparison, and in it every process of spermatogenesis was found to be exactly the same as in the preceding; this second genus was either *Tropicoris*, or a closely-allied one. The testicles of these two genera were preserved by me at a time when I had not expected to make a special study of spermatogenesis, with the result that I did not undertake a careful identification of the species¹). But as I examined preparations of their testicles I was immediately struck with the small number of chromosomes, and the large size of all the cellular elements, and so resolved to complete a study of the reduction phenomena. The spermatocytes in *Pentatoma* have a size nearly equal to those of the salamander, and on account of the smaller number of chromosomes are really more favorable objects for study. These bugs are nearly cosmopolitan, and may be found in abundance in the warm season of the year, on which account they should soon become desired objects for cytological investigations.

I had but a small amount of material, not being able to procure more during the winter months spent in this study; the testicles of two specimens of *Pentatoma*, and two of *Tropicoris*, were my sole material. One testicle of *Pentatoma* was fixed in HERMANN's fluid (platinum chloride, osmic and acetic acids) and stained with HERMANN's saffranine, gentian-violet mixture (as given by him in: *Archiv mikr. Anat.*, 1889). This furnished a preparation of great beauty and sharp contrast of coloration; on thin sections of this testicle most of these observations were made. The other testicles were fixed in aqueous solution of corrosive sublimate, which proved a poor method and produced a marked distortion of the cells nearest the periphery of the testicle; in an aqueous solution of corrosive sublimate, 100 parts, with 5 parts of glacial acetic acid, which furnished a fixation of more value than the preceding; and in BOVERI's picro-acetic acid, which, however, was hardly of as much value as the sublimate-acetic mixture. The preparation fixed with HERMANN's fluid was far superior to any of the others, though throughout my observations the other preparations were consulted for comparison. Besides the stain of HERMANN,

1) Since the preceding was written, I have examined a number of genera of this family, and conclude that the two species here mentioned belong to the genus *Euchistus*.

already mentioned, haematoxyline (EHRlich's) and eosin, and the EHRlich-BIONDI-HEIDENHAIN mixture were employed. HERMANN's double stain is one of the most excellent for the study of mitosis, differentiating the chromatin of the resting cell from that of the cells in division; I have used it on many other objects and in all get the same good results (e. g. *Plethodon* and *Harpalus* spermatocytes, pole spindles of *Cavia*, and other objects). In many respects (as in the differentiation of different kinds of nucleoli, and of the spindle fibres) it appears to be absolutely the best method yet employed.

It is my intention to follow these observations with others on other families of the Heteroptera, with the hope of thereby arriving at some facts of interest from the phylogenetic standpoint, as well as from the standpoint of the reduction of the chromatin.

I.

Review of Papers on the Spermatogenesis in Insects.

(With especial reference to the reduction phenomena.

Authors' names alphabetically arranged.)

CARNOY ('85) gives a large number of valuable observations on mitosis in testicle cells of various Arthropods, though without reference to chromatin reduction. *Stenobothrus* and *Acridium*: the continuous spirem thread segments transversely into 12 to 18 bent chromosomes, which wander in two groups to the opposite poles of the spindle without splitting; in cases where the chromosomes are straight or lobular, they first undergo a longitudinal splitting. *Forficula*: 10 to 14 chromosomes, the metakinesis as in the preceding. *Bacillus*: here there are 8 to 10 short chromosomes, which lie parallel to the axis of the spindle. Each splits longitudinally, but the ends remain unsplit, so that an elongated ring form is attained (figs. 292—296 would show that each ring then divides transversely). Coleoptera (*Harpalus*, *Procrustes*, *Feronea*, *Steropus*, *Cetonia*, *Hydrophilus*): in most cases the long chromatin loops, formed by segmentation of the spirem, become arranged parallel to the spindle, and there subsequently become short and curved; at the equator they may either divide, or may pass undivided to the poles; the elongate ring-shaped chromosomes are first parallel to the spindle, and then after passing through an angle of 90° , divide into two (his figures do not show this process of torsion). Lepidoptera (larvae of *Chelonia* and *Arctia*):

mitosis as in the Coleoptera; the chromosomes usually divide (and then longitudinally) in metakinesis. Pseudoneuroptera (*Calopteryx* and *Libellula*): 8 to 12 chromosomes, which may be either curved or straight; they segment in the equator of the spindle, or not until they have reached the opposite poles. *Panorpa*: 14 to 18 chromosomes which segment at the equator. Diptera (*Musca*, *Syrphus*): mitoses as in the Coleoptera, with a splitting of the chromosomes in metakinesis. Hemiptera (*Nepa*, *Aphrophora*): the continuous spirem segments into long, parallel loops, or (more rarely) into short rods, 6 to 12 in number; in metakinesis they either wander apart from one another, or first divide at the equator, as in fig. 103, "ou qui seraient en voie de subir la division transversale. Mais en tenant compte des observations précédentes, . . . il est naturel de l'interpréter dans le sens d'une division longitudinale". Résumé: In all Arthropoda there is a continuous spirem thread, which segments into long parallel loops, or into shorter elements; these two modes of spirem segmentation are considered characteristic of successive generations. In metakinesis (the commencement of the "seconde phase") there may be either a simple wandering apart ("dislocation") of the chromosomes, or else a division of them in the plane of the equator; this division is longitudinal except in *Astacus* and possibly a few other cases, though he considers it quite probable that the two modes might occur in successive generations. (In *Bacillus* alone was he able to follow this longitudinal division; the chromosomes have in this object at first a rod-like form, fig. 291, appear solid, and their long axis is parallel to that of the spindle. Then a longitudinal clear space arises in each of them, but does not cut their ends, so that they acquire an elongate ring-form, figs. 292, 293. Next a transverse line of division appears, as is shown in figs. 294, 295, and as is borne out by the description: "A ce moment le bâtonnet fait l'impression de porter une croix blanche dont le bras longitudinal représente l'espace hyalin primitif, et le bras transversal la ligne de séparation des fers-à-cheval." This transverse split, so clearly figured and described, is disregarded in the subsequent description, where he assumes a breaking of the ends of the rings in order to prove a longitudinal division; this appearance of a transverse splitting he pronounces an illusion: "Celui qui n'aurait point aperçu les stades intermédiaires des fig. 293 et 294, serait sans nul doute enclin à se prononcer dans ce sens": but the stages to prove his assumption, which would fall between figs. 293 and 294, are not figured!).

CHOLODKOVSKY ('94) found a large terminal spermatogonium in the proximal end of the testis of *Laphria*, and in larvae of *Hyponomieuta*, *Vanessa*, *Chareas* and in the adult of *Syromastes*. "Ueberall waren in den Spermatogonien mitotische Theilungsfiguren sichtbar. . . . Will man im Hoden grosse Spermatogonien finden, so kommt es an erster Stelle darauf an, die richtige Entwicklungsphase des Hodens zu treffen, und wenn die Riesensamenzellen nicht gefunden werden (so hat NOGAKUSHI dieselben bei einigen Lepidopteren vermisst), so kann dies einfach davon abhängen, dass nicht genug junge Entwicklungsstadien erforscht waren." In contradiction to TOYAMA (NOGAKUSHI) he considers these large cells to correspond to the multicellular contents of the terminal thread of the egg-tube.

V. ERLANGER ('96a) reports the views of VERNON, CHOLODKOVSKY and TOYAMA in regard to the cell of VERNON, and agrees with the latter, "dass die VERNON'sche Zelle einer Stützzelle entspricht, welche sich im Gegensatz zu den Genitalzellen amitotisch theilt".

V. ERLANGER ('96b) studied the spermatogenesis of *Phyllodromia* with regard to the synonymy of the Nebenkern. He shows that BÜTSCHLI ('71a, b) first gave this term, applying it to the body in the spermatid derived from the connective fibres of the spindle. LA VALETTE ST. GEORGE ('67, '86a), however, used it to denote the granular cap around the nuclei of the spermatocytes, since he endeavored to prove that the spindle fibres are derived from a portion of this substance. "Gegen V. LA VALETTE muss ich auf Grund meiner Untersuchungen entschieden in Abrede stellen, dass die Spindelfasern der sich theilenden Spermatocyten von *Blatta* aus dieser Substanz hervorgehen, welche dem Archoplasma der Autoren entsprechen würde, wenn es überhaupt nöthig wäre, dieselbe unter diesem Namen von dem übrigen Protoplasma zu unterscheiden, was ich mit BÜTSCHLI sowohl für vorliegenden Fall, als im Allgemeinen für überflüssig erachte. . . . Sowohl an der lebenden Zelle, wie an zweckmässig conservirten Zellen lässt sich nachweisen, dass die besagten Granula der Kernhaube während der ganzen Mitose vorhanden sind, mit den Spindelfasern in keinem genetischen oder sonstigen wesentlichen Zusammenhang stehen."

V. ERLANGER ('97a, b) reviews, with his observations on *Blatta* as a basis, the terms archoplasm, attraction sphere, and Nebenkern in male sexual cells; he concludes that these structures are not homologous, and proposes instead of the term attraction sphere of such cells, since it does not correspond to the attraction sphere of the

Ascaris ovum as defined by VAN BENEDEN ('83), the term "Centro-deutoplasma".

V. ERLANGER ('97c) gives a general review of the phenomena of chromatin reduction in male sexual cells, including the papers of WILCOX, TOYAMA and VOM RATH.

GIARDINA ('97) gives a preliminary note on the chromatin reduction of *Mantis*, without any figures. "In the equatorial plate of the 2nd pole spindle are 14 chromosomes . . . that is, there are observed in the nucleus of the 2nd pole body and in the female pronucleus 7; at the first division of the spermatogonia there are 14 chromosomes at each pole plate. In the 1st maturation spindle of the male elements are 28 chromosomes regularly arranged 2 to 2, i. e. 14 double chromosomes; then the chromosomes of each group separate, one goes to one pole and one to the other, remaining for some time united by an achromatic filament. The pole plate of the 1st spindle becomes immediately the equatorial of the 2nd, where the 14 chromosomes are arranged in pairs, of each of which one goes to one pole and one to the other. There are therefore 7 chromosomes in each polar plate, which becomes the resting nucleus of the spermatid. The disposition of the chromosomes in pairs, observed in the equatorial plate of the 2nd direction spindle, has relation perhaps with the tetrad . . . ; in which case the 1st division has the value of equation and the 2nd of reduction."

HENKING ('90b) gives an excellent account of the spermatogenesis of *Pyrrhocoris*, to many details of which more special reference will be made in the descriptive part of the present paper. In the spermatogonia and tissue cells are 24 chromosomes. In the prophases of the 1st spermatocytes occur typically 12 rings, each of which has the value of 2 chromosomes; but frequently a greater number than 12 separate chromatin elements is observed, in which cases a number of the elements have the value of only one chromosome each. "Wir müssen uns hier demnach mit dem sichern Nachweis begnügen, dass vielfach in den zur Theilung sich anschickenden Spermatocyten eine grössere Zahl als 12 getrennte Elemente angelegt wird, wobei von dem Unterschiede zwischen ein- und zweiwerthigen Elementen abzusehen ist." In the equatorial plate the 42 spherical elements become arranged in two rows, one above the other, so that "überall die Kugeln zweiwerthige Elemente bilden, welche paarweise in der Richtung einer die Kerntheilungsfigur verbindenden Achse neben einander liegen. Man bekommt demnach vom Pol aus stets 12 Kugeln zu Gesicht. . . Ich

fasse also die hantelförmigen Stäbchen, als welche man ja die Chromatinelemente der fig. 29 und 38 betrachten könnte, nicht in dieser Weise auf (als Einheiten), sondern als zwei Einheiten. . . . Jetzt trennen sich die Chromosomen in der Aequatorialebene von einander und rücken beiderseits nach dem Pole zu. . . . Jede der beiden Tochterplatten enthält 12 einfache Chromosomen." Without an intervening rest stage the 2nd reduction division takes place, whereby each of the 12 chromosomes becomes divided into two; on account of their spherical form he was unable to determine whether this is a transverse or a longitudinal division, but thinks that it represents the latter. Occasionally in the two divisions of the spermatocytes one of the chromosomes may not divide, with the consequence that one of the daughter cells would receive 11 chromosomes, the other 13: "Bei der letzten Theilung der Spermatocyten wird das Chromatin ungleich getheilt, derart, dass die eine Spermatide nur 11 Chromosomen erhält, die andere dagegen ausser den 11 Schwesterchromosomen noch ein ungetheilt bleibendes Chromatinelement."

In a second paper ('92) HENKING describes the spermatogenesis of *Agelastica*. Here there are 24 chromosomes in the spermatogonia. In the prophases of the 1st spermatocyte 16 or 17 spherical or dumbbell shaped chromosomes make their appearance, thus the reduction of the chromosomes is only to two-thirds of the normal number, since, unlike *Pyrhocoris*, all the chromosomes do not become united in pairs". Es ist kein Zweifel daran, dass sämtliche Chromatinelemente eine einfache Halbierung erfahren, sowohl die einfachen als auch die doppelt erscheinenden. . . . Hieraus würde sich aber eine Ungleichwerthigkeit der Theilungen ergeben, indem die einfachen Elemente eine Aequationstheilung erlitten, die Doppelemente dagegen eine Reductionstheilung." In the spindle of the 2nd spermatocyte occur also 17 chromosomes, each of which becomes divided into two, so that each spermatid acquires 17 chromosomes. "Ist aber die letzte Theilung vollendet, so ist in den nun näher zusammenrückenden Tochterplatten nicht mehr zu sagen, ob die Zahl 17 hier noch angenommen werden muss, und ob etwa einige der vorher vorhandenen 17 Stücke sich vereinigt oder zusammengelagert haben und so die Zahl 12 vortäuschen." HENKING in summing up the results of all his previous observations on spermatogenesis and oogenesis in Insects, reaches the following conclusions: "Die Furchungszellen, Körperzellen und schliesslich die Urei- und Ursamenzellen enthalten die grösste Zahl von Chromosomen." Assuming the number to be 24, which it is in many cases: "Diese 24 Chromo-

somen verlieren in dem Keimbläschen der Eimutterzelle und dem . . . Kern der Samenmutterzelle die Selbständigkeit, welche sie während der Theilung der Urei- resp. Ursamenzellen erkennen liessen. Zur Zeit des Knäuelstadiums jedoch, wenn die Keimbläschen sich zur ersten Theilung rüsten, können abermals 24 Chromosomen gezählt werden. Diese aber haben nun eine ganz abweichende Stellung inne. . . . Es sind jetzt die 24 Chromosomen in zwei Gliedern von je 12 unter einander aufgestellt. . . . Es findet also bei der ersten Theilung der Ei- und Samenmutterzellen eine Reduction in der Zahl der Chromosomen statt."

MAYZEL ('76, cited by CARNOY) describes the formation of the equatorial plate in testicle cells of *Blatta*.

MAYZEL ('81, cited by CARNOY), larval testicle cells of *Liparis* and other *Sphingidae*: in the equatorial plate are 20—24 chromosomes, which divide transversely.

PAULMIER ('98) in a preliminary communication comes to the result, from a study of the chromatin reduction in a number of genera of Hemiptera, that the first division is transverse and the second longitudinal. (This paper was received by me after the present had gone to press, so that a criticism of PAULMIER's results must be postponed to a later time).

PLATNER ('86), *Pygaera* and *Sphinx*. In the first spermatocytic division there are 30 chromosomes, each being a short rod with a transverse constriction, placed in the equator parallel to the axis of the spindle (the planes of their constrictions coincide with the transverse axis of the spindle). "Die Theilung der äquatorialen Chromatinelemente erfolgt nun stets in der Längsrichtung. Man zählt, sobald sie deutlich ausgesprochen ist, statt der sonst hier wahrnehmbaren 6 oder 7 dicken Stäbchen, jetzt 12—14 eben so lange, aber nur halb so breite, hantelförmige, d. h. mit kolbig angeschwollenen Enden versehene Elemente", the two halves of each chromosome parallel to the longitudinal axis of the spindle. "Die Trennung erfolgt nun in der Weise, dass die beiden Tochterstäbchen sich nach entgegengesetzten Richtungen an einander verschieben, so dass sie mit einem immer kleinern Theil ihrer Länge sich gegenüberstellen, bis sie ausserhalb eines jeden Zusammenhanges sind." Without a rest stage the 2nd division occurs. "Die Ausbildung derselben, die longitudinale Theilung und die Dislocation der Stäbchen der Äquatorialplatte [zeigt] völlige Uebereinstimmung mit den entsprechenden, bereits bekannten Phasen der ersten Theilung."

TOYAMA (NOGAKUSHI, '94 a), *Bombyx mori*: At the proximal end of each of the 4 testicular follicles is a large cell, around which small cells are concentrically arranged. In opposition to VERNON he considers this to be a follicle cell, not a germ cell, and that it rather corresponds "to the supporting cells of the testes of Vertebrates or the rhachis of the *Ascaris* egg-string in its function". It also occurs in the ovary. The spermatogonia contain from 26 to 28 chromosomes, which split longitudinally before the formation of the spindle. In the prophase of the 1st spermatocytic mitosis each chromosome is ring shaped, "each ring consisting of four round chromosomes. . . . Normally there are twenty-eight chromosomes although in rare cases we find them to be twenty-six or twenty-seven. They arrange themselves not in two rows, as HENKING and VOM RATH state, but in a single row and their division takes place transversely to their longitudinal axis. After this division the daughter cells prepare to divide with no resting stage. In this second division . . . fourteen of the twenty-eight go bodily into one cell and the other fourteen into the other".

V. LA VALETTE ST. GEORGE ('97), Spermatogenesis of *Bombyx* and *Gastropacha*. In the testes of the youngest caterpillars there are numerous small spermatogonia, but no cell of VERNON. In larvae of from 4—7 mm in length there appears such a large cell, and the latter is probably a metamorphosed spermatogonium. Its nucleus increases in size and becomes irregular in form; its cytoplasm is demarcated from that of the surrounding spermatogonia. The latter increase mitotically, and are not derived from the cell of VERNON. Likewise in the ovogenesis a VERNON's cell appears, but its nucleus does not divide and it takes no part in the formation of ovogonia. He considers that the cell of VERNON "als Stütz- und Ernährungszelle der Spermato- und Oogonien dient und deshalb nicht als Mutter-, sondern als Schwesterzelle der Ursamen- und Ureizellen anzusprechen sei. Vollständig gleichwerthig mit der sogenannten Fusszelle der Spermatozoon der höhern Wirbelthiere ist die VERNON'sche Zelle übrigens nicht. Während jene bestimmt sind, einen Zellhaufen, welcher aus Spermatozyten besteht, . . . schliesslich zu je einem Spermatozoon auszuwachsen, in ihrem Cytoplasma zur Reife zu bringen, tritt die VERNON'sche Zelle in Verbindung mit einer Vorstufe der Spermatozyten: den Spermatogonien."

VERNON ('89a to '94) finds in the proximal end of the testicles of *Bombyx* an unusually large spermatogonium, a "Riesenzelle", by the

amitotic nuclear division of which he considers that all the subsequent generations of spermatogonia have been derived. (This cell has subsequently been discussed by CHOLODKOVSKY, TOYAMA, v. ERLANGER and v. LA VALETTE ST. GEORGE.)

VOM RATH ('92), Spermatogenesis of *Gryllotalpa*. The spermatogonium contains 12 chromosomes. In the prophase of the 1st spermatocyte the spirem thread becomes longitudinally split for its entire length, and then divides transversely into 6 segments. Then "die Fadenabschnitte verkürzen sich und die Schwesterfäden jedes Doppelsegments verlöthen an ihren freien Enden mit einander (fig. 13 d) und so entstehen im Kern 6 Chromatinringe, von denen jeder 4 Fadenstücken oder 4 Chromosomen homolog ist". In the next stage each of the 4 rings appears in the form of 4 spherical chromosomes, connected together by linin threads. The latter elements occupy the corners of an imaginary square. "Die Zahl der Chromosomen ist folglich vor der ersten Theilung der Reifeperiode, aber nach der Ruheperiode von 12 auf 24 verdoppelt." By the 1st division each 2nd spermatocyte receives 2 chromosomes of each tetrad; and by the second division each spermatid receives 1 chromosome from each of the 6 groups of two contained in the 2nd spermatocyte. In these two mitoses no division but only a separation of the chromosomes occurs. In *Hydrophilus* there are 16 chromosomes in the spermatogonia; the 1st spermatocyte contains 32 chromosomes, "die sich in der Nähe des Aequators in 2 parallelen Kränzen von je 16 anordnen. Jede Tochterzelle erhält 16 ungetheilte Chromosomen, und bei der zweiten Theilung . . . wird die Chromosomenzahl auf 8 herabgesetzt"; no tetrads are formed. "Bei *Dytiscus marginalis* . . . konnte ich vor der ersten Reductionstheilung eine Längsspaltung des Chromatinfadens im Knäuelstadium und eine Verdoppelung der Chromosomenzahl schätzungsweise feststellen."

VOM RATH ('95) presents nearly a literal repetition of his previous observations of *Gryllotalpa*. He contends against the criticism of RÜCKERT ('94, that VOM RATH had failed to give a strict proof of the mode of formation of the tetrads), that the tetrads here are the products of two divisions, and produces a new figure (fig. 6) to bridge over the gap between his previous figs. 13 c and 13 d.

WILCOX ('95, '94 being a preliminary account) describes briefly the spermatogenesis of *Cicada*, and more fully that of *Caloptenus*. *Cicada*: The spermatogonia are smaller than the 1st spermatocytes,

"and they are further distinguished from them by the fact that they have only 12 chromatic rods, whereas the spermatocytes have each 24 spherical chromosomes". In the spermatocytes the nucleolus lies near the centre of the nucleus, then it "moves to the periphery of the nucleus, and meantime seems to have divided into two portions, one of which passes into the cytoplasm, while the other remains in the nucleus; later, both parts appear outside of the nucleus and on diametrically opposite sides of it". He considers the centrosomes to stand in genetic relation with the nucleolus. *Caloptenus*: There are 12 rod-shaped chromosomes in the spermatogonia. In the prophase of the 1st spermatocyte the spirem thread shows 24 collections of chromatin on its surface; it then breaks transversely into 12 segments, each dumbbell-shaped segment thus produced consisting of 2 chromosomes connected together by a number of linin threads; these segments now become so arranged in pairs that 6 chromatin rings result, "by the fusion of the ends of the two parallel dumbbells". The same result may be reached also by a different process: the transverse segmentation of the spirem thread results "in the formation of twelve segments with very irregularly serrated edges. These segments associate themselves in pairs. They are either so closely applied to each other as to appear like single rods or else show two rows of granules, and thus give the same appearance that would have resulted from a longitudinal splitting of a single segment. The component halves of these six segments separate from each other except at their ends, and thus form rings The granules scattered along these rings then collect into four chromosomes. The result is, therefore, the same as by the process first mentioned". In the equator of the first spindle the rings are transversely halved, and in the second spindle the dyads are transversely halved. "The number relationships of the chromosomes in the spermatogenesis of *Caloptenus* may be thus tabulated:

Spermatogonia	12 univalent chromosomes
Spermatocytes, 1st order	6 quadrivalent chromosomes
Spermatocytes, 2nd order	6 bivalent chromosomes
Spermatids	6 univalent chromosomes."

WILCOX ('96) gives some additional observations on *Caloptenus*, in corroboration of his previous ones.

WILCOX ('97) upholds his opinions of the valence of the chromosomes, and the formation of the tetrads, in the spermatogenesis of *Caloptenus*, against the objections of WILSON ('96) to the effect that

the "12 dumbbell-shaped primary segments must therefore represent single chromosomes, not bivalent ones, as WILCOX assumes".

The following papers were inaccessible to me: GILSON ('85), TICHOMIROFF ('91), TOYAMA ('94b) and WAGNER ('96).

II.

Observations.

A. The spermatogonia and their mitoses.

The spermatogonia are the smallest cells in the testicle. Since all of a given stage are not of exactly the same dimensions, it may be concluded that the mature testicles which formed the basis of these observations contained at least two generations of spermatogonia.

There is one pair of testicles situated on the dorsal surface of the body cavity, near the anterior end of the abdomen; they are bright red in color, and thus may be clearly distinguished from the other internal organs, which are of a light greenish color. Each testicle is approximately oval and dorso-ventrally flattened, and is composed of 6 follicles lying in one plane, all of which extend the whole length of the organ (Fig. 227 represents a longitudinal section, and Fig. 225, Pl. 5, a transverse section of the testicle). All the follicles are not of the same diameter, and in those numbered 1 and 3 in the figures, occurs the large generation of spermatocytes, which will be described subsequently. Each follicle is bounded by a sheath of connective tissue, formed of interlacing, branched connective tissue cells, some of which also penetrate into the interior of the follicles.

The branching processes of these connective tissue cells serve to demarcate more or less spherical groups of cells, the spermatocysts of *V. LA VALETTE ST. GEORGE* (Pl. 5, Fig. 226), such spermatocysts are found from the proximal end of the testicle to about the zone where the spermatids occur (compare the explanation of Fig. 227). In a given spermatocyst the cells are all approximately in the same stage of development. In *Pentatoma* these spermatocysts are not so well demarcated as those of e. g. the Salamander. How these cells arise can be determined only by an examination of embryonal testes, such as I have not had the opportunity to make. But it would a priori seem probable that in the embryonic testis there would be a network formed by the connective tissue cells, in each mesh of which would lie a single spermatogonium, or at least only a small number of spermatogonia. Then by the growth and repeated divisions of these

early spermatogonia, each group of cells would gradually increase in size; while at the same time, owing to their increase in bulk they would gradually be forced towards the distal end of the testicle. And in the course of such a process, the connective tissue cells which form the boundaries of these cysts, would likewise be pushed in the same direction. This assumption would also explain how it comes to be that the spermatocytes also are grouped into such cysts.

The spermatogonia from the resting stage until about that time when the monaster stage of mitosis is attained are found grouped in radial clusters or rosettes around a point near the centre of each spermatocyst (Pl. 1, Figs. 1, 5, 11, 14, 17, 24). The mass of cells forming each such spermatogenic rosette is more or less spherical in form; and all the component cells are connected at the centre of the rosette. There is no elongated cytoplasmic rhachis, such as occurs in *Ascaris*. Each cell has an approximately conical form, with its narrower, pointed portion directed towards the centre of the rosette, and its larger, rounded end at the periphery of the latter; but unless the section passes exactly through the central point of the rosette, the radial arrangement of the cells is not apparent. The essential peculiarity of these rosettes is that the cytoplasm of the cells of each is directly continuous at the central point. Where such a cytoplasmic continuity of the cells is found, gives assurance of the presence of spermatogenic generations. But when the spindle is produced in mitosis this central connection becomes interrupted, and each cell becomes more spherical in form; the cytoplasmic connection is not resumed after mitosis. It is very probable that the formation of the spindle is responsible for the separation of the cells from one another. During this process no "residuary corpuscles" are produced.

The resting spermatogonia (Figs. 1-4) are thus irregularly conical in form. The cytoplasm appears rather dense, vacuolated in places; the finely granular aspect it offers is of so delicate a nature, that it cannot be determined whether it be alveolar or reticular. The cell membrane is exceedingly delicate, thinner than that of the nucleus. At the pointed end of the cell lies a spherical or oval body, homogeneous in appearance, which is stained more deeply by the action of HERMANN's fixative than the enveloping cytoplasm; it remains uncolored by HERMANN's stain, but with haematoxylin-eosin or with the EHRLICH-BIONDI stain it becomes a deeper red than the cytoplasm. This body, which occurs in a somewhat different form in the spermatocytes, corresponds to that structure which has recently been the ob-

ject of much study but more conjecture in the male sexual elements, namely the so-called "attraction sphere". Now as has been pointed out by v. ERLANGER ('96 b, '97 a, b) with correctness, "attraction sphere" was the term introduced by VAN BENEDEN ('83) to denote the central portion of the astral figure in *Ascaris*, i. e. to denote an integral portion of the spindle. BOVERI's term "archoplasm" though applied to approximately the same structure does not represent the same idea, since he supposes this "archoplasm" to be a chemically specific cytoplasmic substance (equalling the "kinoplasm" of STRASBURGER) which is the only portion of the cytoplasm, according to BOVERI, which forms the rays of the spindle. It would be out of place here to enter into the discussion as to whether an "archoplasm" really occurs in the sense intended by BOVERI. What is to the point, however, is that the substance of the so-called "attraction sphere" of the male sexual cells, as far as has been accurately determined, and as will be shown here for the case of *Pentatoma*, takes no part in the formation of the spindle fibres, and hence v. ERLANGER was quite justified in concluding that this body can be identified with neither the true attraction sphere nor with the hypothetical archoplasm. This body of the male elements also cannot be homologized with the Nebenkern, though this term is frequently applied to it, since Nebenkern was first applied by BÜTSCHLI to a structure in spermatids derived from the connective fibres of the spindle. Accordingly, v. ERLANGER suggests for the body in question the term "Centrodeutoplasma". MEVES ('97) however, on the ground that this term suggests that this substance is made up in part of yolk (deutoplasma), proposes for it the name "Idiozom", which I shall adopt in the present paper. But I am not ready to go so far as he does, including under this term also the so-called "Dotterkerne" ("yolk nuclei") of ovarian eggs, since it is possible that under the latter name are grouped together heterogeneous structures, as e. g. some of the yolk nuclei have subsequently been determined to be nothing more than the first stages of yolk.

In the idiozome of the resting spermatogonium I have been unable to detect any granules which could be regarded as centrosomes, though such might possibly be demonstrated by the iron haematoxyline stain.

The nucleus of the resting spermatogonium is comparatively large and is situated at the larger end of the cell. In it the chromatin is arranged along the linin network in the form of microsomes (Figs. 1—4),

the size of the latter being variable. A true nucleolus (*n*) is present, but no other form of nucleolar structure.

The commencement of the prophase of mitosis (Fig. 5, and the upper cell in Fig. 14) is marked by a change in the arrangement of the chromatin. The microsomes of the nuclear reticulum gradually lose their separateness, and, apparently owing to a process of flowing, connect together so as to form continuous threads of chromatin. Thus is gradually reached the state corresponding to the "dense spirem" stage, but the threads of chromatin are so slender and numerous that it is as yet impossible to determine whether or no the whole chromatin mass forms a single thread (Figs. 6—8). These threads shorten and thicken, their contours become more even and the greater number of the loops become arranged close to the nuclear membrane (Figs. 9—11). This is the "loose spirem" stage; and in one particularly favorable nucleus (Fig. 10), the whole of which lay in the plane of the section, I could clearly determine that the chromatin formed a single, continuous thread, with two free ends. When a nucleus in the loose spirem stage is seen from one surface only (Fig. 7), the chromatin appears in the form of a number of more or less parallel threads. The spirem stages, particularly the loose spirem, are not often seen, and hence are probably passed through with relative rapidity.

The next stage of the spermatogonic prophase is marked by further thickening and transverse segmentation of the chromatin thread (Figs. 12—14), together with an increase in the volume of the nucleus. The spirem thread segments into 14 chromosomes which are at first irregular in form, and to some extent in size. The spirem thread does not segment at all points simultaneously; there is no longitudinal division of the chromosomes before the stage of metakinesis. The chromosomes are at first irregularly elongated and bent in form. They gradually shorten and thicken (Figs. 15, 23, 24), their contours becoming more even, until the definitive form of a nearly spherical oval is attained (Figs. 19—22). These segmentation stages occur abundantly, and probably occupy considerable time.

During the preceding stage the centrosome first appears as a clear though small granule lying within the substance of the idozome (Fig. 17 *c*); it stains a deep red with saffranine. The point may be noted that my figures represent the centrosome slightly larger than it really is, but though small it can be clearly seen and its position accurately marked with the camera lucida. Before the chromosomes have acquired their definitive form the division of the centrosome

occurs. I have not seen the first stage of the process (which would probably be marked by the presence of a centrodemosis), but have seen the stages immediately following (Figs. 23, 24). This division takes place within the idiozome. Between two daughter centrosomes is found a clear space of a more or less oval outline, in which no cytoplasmic granules are seen. This may be regarded as the first stage in the formation of the central spindle, even though at first separate spindle fibres cannot be distinguished in it. Occasionally the clear space between the daughter centrosomes has a clearly marked, sharp boundary on either side. The two centrosomes, with their connecting central spindle, now pass out of the idiozome and wander towards the nucleus, the central spindle increasing only slightly in length (see the cells on the left hand of Fig. 24). Finally the small central spindle lies close to the surface of the nucleus, more or less paratangential to the latter. In one small spindle at this stage was noticed a thread connecting the centrosomes, possibly the first appearance of a spindle fibre (Fig. 24 *c. spl*), since at this late stage there could not be a persistence of a primary centrodemosis. The stages of the central spindle just described are not frequently seen, and the observation of the central spindle must be made in the best morning light.

The next following stage observed showed the mass of chromosomes near the centre of the cell, the nuclear membrane absent, and a well formed central spindle to one side of the nuclear cavity (Figs. 25, 26). At this period the chromosomes have not yet reached the equator of the spindle, so that the fibres of the latter may be clearly traced from centrosome to centrosome. Mantle fibres are now attached to the chromosomes, and delicate pole fibres make their appearance: in these mitoses the latter fibres are more delicate than even the central spindle elements, while the mantle fibres are clearly marked. Since the central spindle makes its first appearance in the cytoplasm before the nuclear membrane has disappeared, it may be concluded that it has a cytoplasmic origin; but the mode of formation of the pole and mantle fibres could not be determined.

Gradually the stage of the monaster (equatorial plate) is reached (Figs. 25—29), all appearances pointing to the mantle fibres as the mechanical agents in the movement of the chromosomes. The chromosomes become grouped closely together in the equator, though occasionally a central opening may be detected in the chromosomal plate (Figs. 33—36), through which then the central spindle probably

passes. The number of chromosomes can be counted only on pole views (Figs. 33—37), and then not in every case, since frequently they are very densely grouped; where they are separated, the number 14 is always found. I have counted these chromosomes, in order to eliminate any possibility of error, by drawing each one with the camera, then counting those on the drawing. The chromosomes are so nearly spherical in shape that it is exceedingly difficult to determine whether their longitudinal axis is parallel to, or at right angles to, the axis of the spindle; but a careful study of pole views of the chromosomal plate shows the chromosomes to be slightly longer than broad, from which it may be concluded that their long axes are placed transversely to the axis of the spindle, and hence that their division in metakinesis is probably a longitudinal one. But their form approaches so closely to the spherical, that I am not positive of the correctness of this conclusion.

The spindle figure of the monaster stage is somewhat barrel-shaped (Figs. 30, 31), the mantle fibres having a slightly curved outline. On first view there appears to be a single thick mantle fibre at each end of each chromosome. But further study shows that each such element is in reality composed of two fibres; the two may be in contact for their whole length, but frequently are separated from one another at their point of insertion on the chromosome, so that it is at this place that one is best convinced of the paired nature of the mantle fibres. HENKING ('90) considered that the mantle fibres of the spermatogonia are single and concluded that since here each chromosome has one fibre at either end, the chromosomes of the first reduction division must be bivalent, since to each of them two mantle fibres pass from each centrosome; but his figures of the spermatogonic mitoses show these fibres to have great thickness, so that it is probable that, as in *Pentatoma*, each of them is really double. As will be shown subsequently, in *Pentatoma* as in *Pyrrhocoris* the mantle fibres to the chromosomes of the first spermatocytic division are paired, and those to the second, single; but it is nevertheless probable that in *Pyrrhocoris* the mantle fibres of the spermatogonia are also paired, so that the number of mantle fibres to a chromosome cannot be taken as a criterion of the valence of the latter.

The metakinesis (Figs. 38—41) shows the division of each of the 14 chromosomes. As a rule they divide simultaneously, though the one case was noted where those at the periphery divided sooner than those at the centre.

The metaphase (Figs. 38—43) shows the two plates of daughter chromosomes gradually separating from one another. As they become separated one notes between corresponding daughter chromosomes thick achromatic fibres (Figs. 41—45), which are true connective fibres, derivatives of the chromatin contained in the chromosomes. Each of these fibres appears doubly-contoured on optical section, as if each were made up of two separate fibres. But this appearance is illusory, careful focussing of the microscope showing that each such fibre is in reality a hollow cylinder of linin, so that when a chromosome divides its linin becomes drawn out in the form of a hollow tube between the daughter chromosomes. The undivided chromosome is so dense in structure that one cannot determine in what manner the linin is arranged in it; but the preceding observations show that very probably a great part of it at least forms a sheath around the chromosome.

From the stage of the monaster up to the dyaster the distance between the centrosomes increases (compare Figs. 30, 31 with Figs. 41—44), and this is due in great probability, in accord with many recent observations, to the extension of the central spindle fibres. This could not be directly observed, however, since these fibres are obscured by the thick connective fibres. This increasing separation of the centrosomes is not clearly shown in all my figures, for there are drawn here cells which possibly belong to two different generations, since in them the spindles at the same stages may be of different lengths. But the preceding conclusion is proved by the facts: 1) that in one and the same spermatocyst, where spermatogonia of the same generation occur, the spindles of the dyaster are longer than those of the monaster; and 2) that the longest spindles found in the dyaster stage are of greater length than the longest of the monaster. The separation of the centrosomes continues until they have nearly or quite reached the cell membrane. I never noted any indentation of this membrane above a centrosome. In all stages the pole rays are very feebly developed, though in the spermatocytic divisions they are seen with great distinctness. The metakinesis is of very short duration.

At this stage of the metaphase each daughter chromosomal plate, when seen from the pole, shows clearly 14 chromosomes (Figs. 46, 47), so grouped around the centrosome as to completely hide the latter. The chromosomes next become more widely separated from one another, with the result that the connective fibres converge from them towards the equator of the cell (Fig. 45). The constriction of

the cell body now becomes well marked (Figs. 42—44); and since the complete separation of the daughter cells is ended last of all in the region of the spindle, and the latter lies excentrically, it happens that the constriction first shows itself on the side opposite to the spindle. I have been unable to detect any intermediate corpuscles ("Zwischenkörper") on the central spindle fibres in the equatorial plane, i. e. any formation of a cell plate; but central spindle thickenings might nevertheless be present but be obscured by the covering of connective fibres.

From about the time of the disappearance of the nuclear membrane up to the dyaster stage, the cytoplasm presents a clear, almost structureless appearance, though a narrow layer of fine granules is frequently found close to the cell membrane. Sometimes an irregular mass of idiozome substance occurs on the sides of the spindle (Fig. 41 *Id. Z.*), showing that the latter substance does not wholly disappear in this mitosis; it never becomes arranged around the centrosomes, and it will be recalled that when the central spindle is first formed the latter wanders out of the idiozome.

In conclusion, attention may be drawn to the only abnormal mitoses observed. The one (Fig. 22) shows an unusually large spermatogonium in the prophase, with the nuclear membrane still present, and a well marked idiozome close to the nucleus, in it 33 chromosomes were counted; but the real number of the latter was probably greater, since only a portion of the nucleus lay in the plane of the section. The other case (Fig. 32) was a cell in the monaster stage, with two spindles and four centrosomes. The figure was seen obliquely from the side (and correspondingly all the centrosomes did not all lie in the same plane, as they have been figured), and about 23 chromosomes could be distinguished. But some chromosomes were covered by others and could not be clearly seen, so that a greater number was probably present. If there were 28 chromosomes in this cell, we could explain this case as one representing the monaster stage of a cell which had contained two nuclei, 28 being the double of the normal number of chromosomes.

B. The 1st spermatocytes from the anaphase to the rest stage.

The last division of the spermatogonia produces spermatocytes of the first order, which shall here be termed the 1st spermatocytes; the products of the latter may then be called 2nd spermatocytes, and the cells resulting from the division of the last, are the spermatids: this

being the generally accepted terminology proposed by V. LA VALETTE ST. GEORGE and BOYER. There is a long lapse of time (marked by a correspondingly long zone in the testicle) between the metaphases of the last generation of spermatogonia and the prophases of the 1st spermatocytic division. Within this period falls the growth period of the cell, more especially in the final stages of the anaphase, in the telophase and in the rest. We may consider separately these three stages.

a) The anaphase.

From the stage of spermatogonic metakinesis until the complete separation of the daughter cells (and when in each of the latter a nuclear membrane has been acquired), has been termed by me the metaphase of the spermatogonia; and the period from this stage up to the telophase, the anaphase. The anaphase itself may be subdivided into 3 well marked periods: the early anaphase, the synapsis, and the postsynapsis.

The early anaphase.

The 14 chromosomes found in each daughter cell (1st spermatocyte) of the last division of spermatogonia (Figs. 46, 47) lie at first scattered at one point in the cell body, around which a nuclear membrane soon makes its appearance; this is the beginning of the anaphase (Figs. 48-50). The chromosomes are then irregularly grouped in the large, clear nuclear cavity; few strands of linin are found in the nucleus at this period, though remnants of the spindle fibres (mantle fibres) converge from the chromosomes through the nuclear membrane to a point in the cytoplasm where the centrosome probably lies, though I have been unable to detect the latter structure at this stage. These persisting fibres will be referred to subsequently. The chromosomes now stain purplish or nearly violet with HERMANN's double stain, and the intensity of the violet coloration continues from this stage on; while in the metaphase, metakinesis and prophases (back to the loose spirem stage) of the preceding division they stained red (with safranin). This well-known staining reaction, first recognized (if I remember correctly) by FLEMMING, gives valuable aid in determining the first stages of the anaphase. In each nucleus, from the commencement of the anaphase on, one of the chromosomes still retains the red stain characteristic of all of them in the immediately preceding period, and this particular element (*n. 2* of the figures) is destined to become the chromatin-nucleolus, the metamorphosis of which will be described later.

The chromosomes soon lose their regular contours, and their outlines become uneven. Concomitantly they increase in length and in volume (Figs. 48—56). This increase in volume, at this early period at least, is probably not an increase in mass, but is probably due to the chromosomes acquiring a looser texture. The several chromosomes do not grow to the same length and volume simultaneously. The elongation continues until some or all of the chromosomes have attained a length of about the diameter of the nucleus (Fig. 57). Then they gradually become grouped close together near the centre of the nucleus, the mass separated by a broad zone of nuclear sap from the nuclear membrane (Figs. 58—61). This process terminates in a stage (synapsis) where the chromosomes are so densely grouped that the individual ones cannot be distinguished (Figs. 62—70, Pl. 2).

The synapsis.

This term was invented by MOORE ('95) for a corresponding stage in the spermatogenesis of Elasmobranchs. In *Pentatoma* the structural relations of this stage seem to the same as in the cells described by MOORE, and in both cases (if not also in most cases of spermatogenesis and oogenesis) it is during this stage that the chromosomes undergo the reduction in number. I agree with MOORE that the central condensation of the chromatin at this stage does not represent an artefact, since with fixation by HERMANN's fluid, picro-acetic acid or corrosive sublimate such cells are always found, alongside of cells in other stages in which there is no such condensation of the chromatin. The synapsis stage is very probably of general occurrence, and is more frequently figured by the authors than described by them; thus it occurs in *Ascaris* (HERTWIG, and according to my own observations), in Copepoda (HÄCKER and RÜCKERT), I have found it in *Harpalus* and *Gryllus*, and according to ZIMMERMANN it is a regular phenomenon in plants. It would seem to be specially characteristic of the anaphases of the 1st spermatocytes and ovocytes.

In the synapsis (Figs. 62—70) the chromatin is densely massed, so that the individual chromosomes cannot be counted; but the latter nevertheless do not constitute a single mass, since projecting ends of chromosomes may be seen. In describing the postsynapsis, we shall have occasion to recur to the mode of fusion of the chromosomes during the synapsis.

To return to the chromatin nucleolus (*n* 2 of the figure). I give this name in order to express its genetic origin, and to distinguish it from the

true nucleolus; it differs also from the "karyosomes" found in many cells, which are nothing more than temporarily thickened portions of the chromatin reticulum. At the commencement of the anaphase (Figs. 48, 49), before the chromosomes have elongated, all of the latter appear to stain a purplish color, i. e. they are then in the process of chemical transition from the immediately preceding state of pure nucleic acid (staining red with saffranine), to the state of the admixture of plastin to this acid (when they stain violet with gentian violet). On account of their mixed color in the early anaphase it is well nigh impossible to determine whether one of them is stained a deeper red than the others. But when the chromosomes have become more or less elongated, all of them stain violet (with increasing intensity of color), except one, which remains red (saffranine), and by strong light may be easily distinguished from the other chromosomes (Figs. 55, 57, *n. 2*). This one is the chromatin nucleolus, characteristic for the spermatocytes. At least one whole chromosome becomes thus metamorphosed; and it is very probable, judging from my observations, that only one becomes thus changed. This chromatin nucleolus retains in all stages up to the formation of the spermatids its red coloration after the use of HERMANN'S double stain, and so can be easily distinguished from the true nucleolus as well as from the chromatin of the rest stage and anaphase. The following table represents the staining reactions of these structures; in it, "resting chromatin" denotes the chromatin in those stages from the anaphase to the rest stage; and "dividing chromatin", the chromatin from the loose spirem stage of the 1st spermatocytes up to the metaphase of the 2nd spermatocytic division.

	resting chromatin	dividing chromatin	nucleolus	chromatin nucleolus	yolk
Haematoxyline, eosin	purple	blue	red	blue	red
EHRLICH-BIONDI stain	light green	deep green	red	green	red
Saffranine, violet	blue	red	light blue	red	red

The chromatin nucleolus appears to undergo the same changes of form as do the other chromosomes, up to about the synapsis (*n. 2* Figs. 55, 57—64). Then it ceases to elongate, and in the post-synapsis gradually commences to assume a spherical form, which is characteristic for it during the telophase and the rest (Figs. 95—100). When it may first be distinguished in the early anaphase, and also during the synapsis, it lies within the nuclear cavity, not in contact

with the nuclear membrane (Figs. 55—68); but at the end of the synapsis it gradually takes up a more peripheral position, so that usually during the synapsis, and always in the telophase and rest, it is closely apposed to the nuclear membrane. It cannot be seen in all cells in the synapsis, because it is frequently hidden in the mass of chromosomes (Figs. 60, 66, 69); in other cases one or both ends of it are found projecting out from the surface of this mass (Figs. 61, 64). But in most cells in the synapsis it occurs in the nuclear cavity apart from the chromosomes. In such cases it is found to be usually rod-shaped, often more or less curved, occasionally even lobular (Figs. 67, 68); but so great is its irregularity in form, that in no two cases does it have exactly the same shape. Throughout the synapsis the chromosomes stain an intense violet, so that by strong, obliquely-reflected light the chromatin nucleolus may be readily detected by its deep red color. In the colored figures given to represent these relations the coloration of the chromatin nucleolus is represented as seen on thin section; when it is viewed in its entirety, not on section, the refraction of the light produced by its rounded surface gives it a darker color¹). Afterwards it either gradually shortens up into the ultimate spherical form; or first becomes constricted at one or more points on its surface, showing then a more or less beaded appearance (Figs. 63, 71), and then, by division at these points, breaks into a number of unequal fragments, each of the latter subsequently rounding off (Fig. 62). The various stages of such divisions are found in abundance, and this is undoubtedly the mode of origin of the several chromatin nucleoli found in a number of cells in the rest stage. But it is most probable that at first only a single one is present, i. e. that only one chromosome becomes changed into a chromatin nucleolus: for in the synapsis, when it may best be distinguished from the chromosomes, I have never seen more than one long chromatin nucleolus. From the synapsis on, the surface of the chromatin nucleolus gradually becomes smooth, so that its process of rounding off may be regarded as a mode of concentration of its substance. It finally becomes homogeneous, quite different from the microsomal chromosomes. The stages of its metamorphosis do not strictly coincide with given stages in the arrangement of the chromatin; thus I have noticed that the primitive irregular shape of the chromatin nucleolus sometimes persists as late as the postsynapsis.

1) These observations were made with a chromatic lens, but subsequent studies with apochromatic lenses gave the same color reactions.

Such is the remarkable mode of transformation of a chromosome into a chromatin nucleolus, a process which I believe has never been noted before. So peculiar is this metamorphosis, that I was at first unable to believe what a thorough study has subsequently shown to be the facts. These phenomena show us the remarkable process of the casting off of an entire chromosome, which is itself possibly a mode of chromatin reduction; and in the two spermatocytic divisions we shall find that the chromatin nucleolus does not again become a chromosome. My preparations demonstrate with great clearness, and not in a few but in hundreds of cells, all the stages of this formation, from the first appearance of the red-staining chromosome among the violet ones to its gradual rounding off as a well marked element. There are only two other thinkable modes of origin of the chromatin nucleolus: 1) that it be extranuclear in origin, or 2) that it be a secretion of the chromatin. If it were extranuclear in point of formation, one should find a substance in the cytoplasm staining like it, and this substance close to the nuclear membrane. But the only demonstrable secondary substance in the cytoplasm is the yolk, which does not make its appearance until the close of the synapsis, and the yolk always stains differently. Further, the chromatin nucleolus lies at first within the nuclear cavity, among the chromosomes, and only later comes situated close to the nuclear membrane. Again, how explain its similarity in form to the chromosomes, if it were an extranuclear product? Is it then a secretion product of the chromosomes? This also cannot be the case, though at first I inclined to this assumption. For when it is first distinguishable from the chromosomes, it has the same form and shape as the latter, and for a short time continues to elongate exactly as they do. Were it a secretion of the chromosomes it should first appear as globules or portions of substance apposed to the surfaces of one or more of the chromosomes, but I have looked in vain for evidence of such appearances. But it is not on these negative conclusions that I base my conclusions as to the chromosomal origin of the chromatin nucleolus, since I have thus only endeavored to forestall possible objections to my views; my conclusion is based on the direct observation of hundreds of cells, showing the continuous series of changes from the chromosome of the early anaphase to the chromatin nucleolus of the resting cell.

In the spermatocytes of *Harpalus* a chromatin nucleolus has been seen by me, besides the true nucleolus; and judging from the observations of authors on various objects it would seem that such a

structure is generally characteristic of spermatocytes. Thus MOORE ('95) found in Elasmobranchs about the beginning of the synapsis, "a curious secondary nucleolus surrounded by a vacuole, which, so far as I can ascertain, is in these fishes characteristic of this change". The fact is, that so much of the study on spermatogenesis and ovogenesis is carried on principally with regard to the relations of the chromosomes, centrosomes and idiozomes, that the study of nucleolar structures has been neglected. I am at present engaged on a comparative study of chromatin nucleoli in various cells, whereby I trust that it may be shown that under the term "nucleolus" are included at least three heterogeneous structures, namely the true nucleolus (MONTGOMERY, '98), the chromatin nucleolus, and the karyosome, the name "nucleolus" having in most cases been applied to all these structures promiscuously. Of particular importance would it be to determine whether in cases, as that of *Pentatoma* just described, where in the spermatogenesis a whole chromosome becomes thus metamorphosed, also in the ovogenesis similar process occurs; and what part such processes may play in the reduction of the chromatin. The function of the chromatin nucleolus will be referred to later on.

About the time of the synapsis the true nucleolus first appears, one similar structurally and chemically to that of the spermatogonia; the spermatogonic nucleolus disappeared in the prophase of mitosis. In the synapsis the nucleolus arises as a small disc of finely granular substance on the inner surface of the nuclear membrane (*n* Figs. 65, 66, 68, 73-75), the disc being convex on the surface directed towards the nuclear cavity. The chromosomes are widely separated from it at this time, so that it may be concluded that it is extra-nuclear in origin, and at the time of first formation stands in no relation to the chromatin (which is in accord with my previously expressed view, '98, in regard to the origin of the true nucleolar substance in general). Possibly this substance stands in some genetic connection with the yolk substance (*Y* and *Yk. Gl*, of the figures), which appears simultaneously. As a rule the nucleolus remains in close contact with the nuclear membrane during the synapsis, gradually increasing in size, and then about the stage of postsynapsis departs from this position (Figs. 76, 85), becomes more or less spherical, and then passes into the nuclear cavity where it is always found in the rest stage (Figs. 95-100). Thus the true nucleolus passes from the periphery towards the centre of the nucleus, the chromatin nucleolus in the reverse direction.

During the anaphase important changes occur in the cytoplasm.

Just after the preceding metaphase (Fig. 50) evidences of astral radiation persist in the cytoplasm, and the latter has a more or less loose texture, except at the periphery of the cell, where it is denser and more granular. At this stage I have been unable to detect any centrosomes, or more than slight traces of the idiozome substance. A little later, when the chromosomes lengthen out, an idiozome appears at one point on the surface of the nucleus, apparently usually at that pole where the greatest mass of cytoplasm is situated (*Id.* Figs. 53, 55, 58—60). Its substance is nearly homogeneous and shows no demarcation into different zones, and though sharply marked off from the cytoplasm, it does not appear to possess a special limiting membrane. It does not color with the use of HERMANN'S stain, but becomes browned more deeply than the cytoplasm by HERMANN'S fixative; with the EHRLICH-BIONDI stain, or with the use of haematoxyline-eosin, it stains more deeply than the cytoplasm. Thus in the spermatocytes it would seem to have the same chemical consistency as in the spermatogonia. The idiozome in the synapsis (Figs. 63—66, 68—70) is a body of more or less concavo-convex shape placed close to the outer surface of the nucleus, and produces either a flattening or a depression of the nuclear membrane. Within the idiozome, though not at any particular point in it, may be detected in the majority of cases one or two minute granules, which are probably centrosomes. Since two such granules are most usually found, it may be concluded that division of the centrosome occurred in the preceding metaphase, or in the early anaphase. My observations do not positively prove these granules to be centrosomes; the proof of such identity can only be brought by one working with higher powers of magnification, and with a greater variety of staining methods, — lack of material prevented me from employing as many of the latter as I should have desired. The great regularity, however, with which one or two such granules are found in the idiozome, and the analogy with other cases in which they are proved to occur (e. g. the salamander spermatocytes), renders it at least possible that they represent centrosomes; and that the idiozome must certainly include the centrosomes, would seem to be proved by the following observations.

The cytoplasm immediately surrounding the idiozome appears in the early anaphase, as a rule, to be less dense than at other points in the cell, and very frequently this more or less clear portion is seen to be transversed by delicate fibres which radiate from the surface of the idiozome (Fig. 55). These are, in all probability, persisting pole fibres; they disappear before the synapsis. More pronounced

are fibres, very clearly marked in the synapsis, which pass from the inner surface of the idiozome through the nuclear membrane into the nuclear cavity, where they attach themselves to the chromosomes (Figs. 63, 66, 69, 72—74). I have not been able to determine whether they really pass through the nuclear membrane to the idiozome, since there is no intervening space between these parts; but they very certainly pass from the chromosomes in a more or less parallel bundle to the nuclear membrane at that portion where the idiozome is situated. This bundle of fibres, to be clearly seen in every nucleus of the synapsis, provided the idiozome lies in the plane of the section, probably represent the persisting mantle fibres, with possibly portions of central spindle fibres. I have counted as many as 6 or 7 of them on a section, though since all do not lie in one and the same plane, there is probably a larger number present. Along one or more of these fibres, chromosomes, or a row of chromatin granules may extend themselves, and in such a case the cell shows one or more chromosomes projecting out from the mass of chromating towards the idiozome. Or these fibres may have no chromatin substance extending along them, and it is only in such cases that their fibrous nature may be clearly determined. Close to the nuclear membrane, at the proximal ends of these fibres lies a plate of chromatin, or a number of chromatin granules, connected with the central chromosomal mass by achromatic fibres. In the synapsis is thus found, in almost every cell, the large mass of chromosomes near the centre of the nucleus, and, more or less separated from them, a small peripheral layer of chromatin, close to the idiozome (Figs. 58—75). The explanation for this excentric position of a certain amount of chromatin, is given by the assumption of the strong attachment of some of the chromatin substance to the mantle fibres: so strong an attachment, that when the chromosomes have grouped themselves together in the centre of the nucleus, a small amount of their substance, probably that portion to which the mantle fibres were attached in the preceding metakinesis, is kept at the periphery of the nucleus by the tension of the mantle fibres. These peripheral chromatin granules are not cast off entirely from the chromosomes, but before the end of the synapsis probably return to the central mass of chromatin, since in the postsynapsis there are no evidences of detached chromatin granules anywhere in the nucleus or the cytoplasm, so that in this process there can be no reduction of chromatin mass.

These fibres, which our observations would show to be mantle fibres, may throw some light upon the first origin of these elements.

In the spermatogonic mitoses the pole and central spindle fibres are probably of cytoplasmic origin, as has been already shown. But since in the following anaphase the mantle fibres appear still attached to the chromosomes within the nuclear cavity, and after the nuclear membrane has been formed, it seems justifiable to conclude, that since they become to great extent enclosed within the nucleus during the anaphase, therefore they must be to great extent produced from the linin of the nucleus in the preceding prophases. Each chromosome in the anaphase represents a thread of linin in which are imbedded, or to the surface of which are apposed, chromatin microsomes; the linin thread may be observed at places where the chromosome is constricted. In the spermatogonic metaphase it was shown that the connective fibres of the spindle are formed from the stretching out of the axial linin thread of each chromosome, during the division of the latter. Hence those occasional fibres, which, in the anaphase, are found connecting chromosomes with points on the periphery of the nuclear membrane (other than that point where the idiozome is situated), may be considered as remnants of such connective fibres. The daughter cells of the last division of spermatogonia remain so closely apposed, that it is difficult to determine whether connective fibres and central spindle fibres still pass from cell to cell; but in view of the relations in other forms, this might well be the case. In the synapsis of *Pentatoma* there are only very few achromatic fibres passing from the chromosomes to the nuclear membrane, whereas in Elasmobranchs (MOORE, '95) such fibres are quite numerous. In *Pentatoma* it is the rule that a few fibres, or a single fibre, pass to that point on the nuclear membrane where the true nucleolus first appears; I can suggest no explanation for this phenomenon, unless it be that it is the presence of the fibre at this point which causes the nucleolus to be formed there.

The postsynapsis.

The postsynapsis, a term introduced here for the first time, is a well marked stage of the anaphase, distinguishable alike from the preceding synapsis as from the following telophase.

The chromosomes, previously massed together densely, become gradually disentangled from one another, and finally lie in the nuclear cavity as long, bent loops. At the commencement of this stage (Figs. 76, 77) the chromosomes begin to separate, so that meshes appear between them, and free ends of some of them may be

seen. It is still impossible to count them. But since now, as in the synapsis, several (more than 2) free ends of chromosomes may be noted, we are justified in concluding that there had been no fusion in the synapsis of all the chromosomes into a single mass, nor yet the formation of a single chromatin thread. It is at the height of the postsynapsis (Figs. 78—88) that the individual chromosomes may best be counted; and this count has been made by carefully drawing each loop in such cases where the whole nucleus lay in the plane of the section. These nuclei are shown in the Figs. 78—88. In the 11 nuclei so studied, the number of the chromosomes was found to be as follows: in 4 cases, 3 chromosomes; in 5 cases, 4 chromosomes; in 1 case, 5 chromosomes; and in 1 case 5 chromosomes. Into this count do not enter a large number of nuclei in which chromosomes could not be accurately counted, on account of their being too closely arranged. These counts were made as accurately as possible in order to eliminate all possibility of error, necessitating a study of two or more hours for each nucleus, and I do not hesitate to consider these numbers correct. This count proves, accordingly, that the chromosomes had undergone a diminution in number during the synapsis, to less than one-half the number of chromosomes present before the synapsis. That is, there were 13 present in the early anaphase, one of the original 14 (of the preceding metaphase) having become the chromatin nucleolus; in the postsynapsis we find we find 3, 4, 5, or 6 chromosomes. But in the postsynapsis we do not find 7 chromosomes, the definitive number present in the spermatocytic divisions, but a smaller number; hence in the synapsis the true (i. e. exactly half) reduction of the chromosomes does not take place, but the number is reduced to less than one-half. MOORE ('95, Elasmobranchs) concluded that the reduction of the chromosomes does take place in the synapsis (from 24 to 12); if his observations be correct, then there is an important difference in regard to this point between Elasmobranchs and *Pentatoma*. The irregularity of the number in *Pentatoma* (3—6) would show that the number of chromosomes at this stage is of no particular morphological importance.

What had been the nature of the fusion in the synapsis leading to this reduction of the number of chromosomes? Plainly it must have been due to mutual fusions of some of the chromosomes, since there is no evidence of an elimination of them from the nucleus. In the synapsis it can only be determined that a number of chromosomes is present, their number and relative position cannot be deter-

mined. But it is probable that the coalescence is produced by fusion of chromosomes end to end, rather than in any other way, since in the postsynapsis the chromosomes have at least double the length characteristic of them at the commencement of the synapsis, without corresponding increase in diameter. It is unfortunate that all the details of this important process cannot be determined.

The nucleus in the postsynapsis, owing to its numerous, sharply-marked chromatin loops, has considerable resemblance to a spirem stage (see Figs. 78—88). But an important difference is found by the fact that in the postsynapsis these loops are not confined to the periphery of the nucleus, but cross the nuclear cavity in all directions. The contours of the loops are not smooth, but slightly roughened, and the diameter of a loop frequently varies at different points on its surface; their ends may or may not be pointed. Their form is very irregular, but the majority have a resemblance to a U or a V (Figs. 78—88). Their diameter is less than in the synapsis. The ends of these chromosomes most frequently terminate against the nuclear membrane; perhaps this is to be explained by assuming that the chromosomes are more or less elastic, tending to straighten out as far as possible; but more probably, owing to the fact that they are not as a rule apposed to the nuclear membrane and so could hardly be regarded as elastic, it is due to a possible connection by linin threads with the nuclear membrane.

The idiozome during this stage has the same position as in the preceding (*Id. z* Figs. 78, 79, 85, 86).

There occur globules in the cytoplasm of the spermatocytes, which may be termed yolk globules, since their mode of origin is the same as that of the yolk in ova, and since they stain in the same way; but they do not become blackened by the action of osmic acid. They must be either nutritive masses, or products of nutritive metabolism, since their first appearance is coincident in point of time with the beginning of the growth period of the spermatocytes. These yolk globules (*Y* and *Yk. Gl* Figs. 73, 76, 77) arise about the synaptic and postsynaptic stages, though their most marked period of growth coincides with the telophase (Figs. 90—93). At their first origin (in the synapsis) they appear as small granules forming masses of varying dimensions (*Y* Figs. 73, 77, 92, 93), are homogeneous, and stain like the cytoplasm. Subsequently neighboring ones fuse together to form larger, dense, homogeneous, spherical or oval globules (*Yk. Gl* from Fig. 90 on). These are the mature yolk globules, and though

they vary much in size, may be distinguished from those of the earlier stage by two peculiarities: 1) each mature globule is surrounded by a small clear space in the cytoplasm; and 2) each stains deeply red with safranin, and red with the EHRlich-BIONDI stain or with haematoxyline-eosin. The amount of yolk varies greatly in different cells, though rarely more than two or three large globules and a few smaller ones occur in the same cell.

Of the three stages of the anaphase, the synapsis occupies the longest time; and in fact more time than any other stage up to the formation of the spermatid.

b) Telophase.

This term is used here to denote the stage between the post-synapsis of the anaphase and the rest stage. The term was introduced by HEIDENHAIN ('94) for the final stage of mitosis in leucocytes, in which cells he found it characterised by the movement of the microcentrum to the centre of the cell. In *Pentatoma* no corresponding movement occurs, since here the nucleus always occupies approximately the centre of the spermatocyte. But it is necessary here to name the well-marked stage between the end of the anaphase and the resting cell, and to this may be applied the term "telophase", since it corresponds to that of the leucocytes at least in point of time.

In the telophase (Figs. 89—93) the elongated chromosomes gradually become thicker and more or less segmented, as also more irregular in diameter and contour. In the telophase and synapsis there is frequently a clear space in the nucleus between the chromosomes and the nuclear membrane: but the telophase may always be distinguished from the synapsis by three points of difference: the greater size of the nucleus, the greater size and more complete elongation of the chromosomes, and the absence of a parallel bundle of achromatic fibres (mantle fibres) projecting from the idiozome to the chromosomes. The changes undergone by the chromosomes in the telophase are as follows. Each of the 3—6 chromosomes becomes much thicker and its surface very irregular; there also appears to be a gradual decondensation of the chromatin in each, so that the latter becomes finely granular or, in final stages, finely reticulate in structure. The increase in diameter is also due in part to segregation of the chromatin microsomes at irregular points along each chromosome, this process producing a beaded or monilated appearance of the latter. This segregation into clumps of chromatin along the chromosomes makes

it exceedingly difficult to determine, whether in the telophase the original 3—6 chromosomes of the postsynapsis increase in number, i. e. divide transversely. I have given particular attention to this point, and am inclined to think that this is not the case. Two facts speak for this view: first, it will be shown that the transverse division of one or more of the 3—6 chromosomes, leading to the production of the definitive number of chromosomes, takes place in the prophase of the 1st spermatocytic division. And second, in the telophase the chromosomes appear to still persist in the number characteristic for the postsynapsis, for even though each of them changes into a row of granules of chromatin of irregular size, the separate granules of an original chromosome appear to be united together either by slender chromatin threads, or by the linin matrix alone.

Within the nucleus at this stage delicate threads (not sheets) of linin fibres become very numerous and connect the surfaces of the chromosomes with the nuclear membrane and with the nucleoli, as well as with one another. These fibres are always attached to the irregular projections on the surface of the chromosomes (Fig. 89). This fact calls up the question: do these fibres pull out the chromatin, or does the chromatin flow along the fibres? This question necessarily forms the basis of the whole question as to changes in the form of the chromosomes, but would be very difficult to decide empirically. Neither in the postsynapsis nor in the telophase can any trace be found of that bundle of parallel achromatic fibres which in the synapsis pass from the chromosomes to the idiozome; possibly they become distributed so as to form a part of the linin network of the telophase; for whence else can the latter fibres be derived, unless it be that they are outgrowths of the linin constituent of the chromosomes?

At this stage the idiozome undergoes marked changes. It loses its concavo-convex outline, and gradually so disperses through the cytoplasm as to produce an irregular cap of substance which envelopes the nucleus on nearly all sides; it simultaneously increases in volume. This appearance shall be more fully described in the section on the rest stage. Centrosomes could not be positively distinguished in the telophase.

At this point may be discussed certain groups of cell syncytia which are found in all the follicles of the testicle, and the component cells of which are mainly in stages of the synapsis and telophase. In the testicles of *Tropicoris* examined they do not seem to be present. These are large, more or less spherical masses of cells (Figs. 92, 93),

in which no cell boundaries can be distinguished (though each mass is enveloped by a membrane), and are especially characterized by their large amount of cytoplasm and yolk. The syncytia may or may not be more or less separated by a clear space from the more numerous cell-walled cells which lie between and around them, and which have formed the basis of the preceding description. Each such mass is a cell syncytium, in which the nuclei are rarely grouped at regular distances from one another, but are usually collected together in a group, the rest of the syncytium then consisting entirely of cytoplasm. The nuclei have the same structure as those of the other cells at a corresponding stage. The cytoplasm is denser towards the centre of the syncytium, where yolk is abundant and in all stages of formation; while at the periphery of the syncytium the cytoplasm is free of yolk substance, and is here vacuolar, the vacuoles frequently elongated and then parallel to the surface of the syncytium. In the neighborhood of the yolk substance, on preparations fixed with HERMANN'S fluid, the cytoplasm has a peculiar deep brown tinge, probably due to transfused yolk substance; and the difficulty in detecting the idiozomes of these cells is probably due to the presence of this substance. No cell membranes occur within the cytoplasm. Each syncytium may, or may not, constitute a whole spermatocyst; in the latter case the syncytium may occupy the centre of the spermatocyst, as shown in Fig. 93, or it may lie excentrically, surrounded by the usual type of cells.

The nature and economy of these syncytia is probably to be explained by assuming them to be groups of cells which have received a richer nutritive supply than the other cells of the testicle. This assumption agrees with the facts of the large amount of cytoplasm and yolk, the latter substance certainly being a product of nutritive metabolism. The component cells of the syncytia become separated from one another shortly before the rest stage of the spermatocytes; but in that zone of each follicle of the testicle where the resting stages occur are found small syncytia of cells of 2 or 3 each, which appear like bi- or trinucleated cells on account of the absence of limiting membranes, and such small syncytia are fragments of the larger ones found in the telophase and synapsis. The cells of the small syncytia develop normally, making the reduction divisions in the same way as do the isolated cells, and producing normal spermatids. But since in them two or three nuclei occur side by side, the two or three spindles are usually parallel to one another, and not perpendicular as

described by PLATNER ('86) for other Insects. The cells of the large syncytia differ from the usual type of cells only in their greater amount of cytoplasm and yolk, while the volume of the nucleus and the chromatin is the same in both; hence they do not constitute a special generation of cells. There are no facts to show that these syncytia represent masses of pathologically changed cells. Here and there in the testicle may be seen degenerating cells, but they are far less numerous than the cells of the syncytia; while if the cells of the syncytia represented the commencement of degeneration changes, later stages of degenerated cells should be found in greater abundance. The degenerating cells (Fig. 94) are characterised by the dense, homogeneous appearance of the cytoplasm, and the absence of a nuclear membrane; large, rounded masses of chromatin lie either wholly in the nucleus, or scattered irregularly throughout the cell; the cell membrane is retained.

The syncytia thus appear to consist of cells which have been more richly nourished than the others, but which develop normally in every respect. They do not represent a particular stage in the growth period of the spermatocytes, since appearances would show that probably not more than about one-third of the total number of spermatocytes become grouped into such masses. It might be supposed that they are destined to give rise to a particular kind of spermatozoa, by virtue of their large amount of cytoplasm; but this view is not very probable, since when the syncytia in the rest stage segment into separate cells, or into small groups of two or three cells each, the cytoplasm of each of the latter is found to be little if any greater in amount than in the isolated cells. The syncytia occurred in all the follicles of the testicles of *Pentatoma* examined; it is quite likely that their number or size might vary at different seasons of the year, or even according to the state of nutrition of the individual Insect. Perhaps their absence in the two testicles of *Tropicoris* examined might be due to some such cause. Aberrant cell structures, characteristic for particular seasons of the year have been described for the spermatogenesis of other animals, such as the spermatogonia with polymorphic nuclei in *Salamandra* (according to MEVES, VOM RATH and others), and which I have found in testicles of our common American *Plethodon cinereus*. MEVES regards such cells as typical for the Fall and Winter, which in the Spring become changed to the normal type of cells; while VOM RATH believes them to be states of degeneration produced by an insufficiency in the supply of nourishment during the Fall and Winter, basing his opinion in part on the study

of testicles of salamanders which had been well fed during these seasons of the year, in which he found an unusually small number of these cells. But since the syncytia in *Pentatoma* appear to be produced by over-nutrition, there can be no homology between these structures in this form and *Salamandra*.

c) The large generation of spermatocytes.

In *Tropicoris* as well as *Pentatoma* the spermatocytes found in two of the testicular follicles (those numbered 1 and 3 in Figs. 225, 227, Pl. 5) are considerably larger than those which occur in the other follicles; and to these may be applied the name "large generation of spermatocytes" to distinguish them from the "small generation", found in the follicles 2, 4, 5 and 6. The spermatocytes of follicle 6 average slightly smaller than those of follicles 2, 4 and 5, but this difference is so slight that it does not warrant the recognition of a "smallest generation". The distinction between the large and small generation is then one merely of size, while the various stages and reduction divisions undergone by both are the same, and further, as can be determined without the aid of disassociation preparations, the structure of the spermatozoa is the same in both generations (though there is probably a difference in the size of the latter, a point which could not be determined on sections). The cells of the large generation are marked in the figures by an asterisk opposite the number of the figure. Some few of the spermatocytes in the follicles 2, 4 and 5 attain nearly the dimensions of the smallest in follicles 1 and 3, for the dimensions of the individual cells vary in each follicle. Thus the larger generation differs from the smaller only in the greater size of the cells and nuclei: we do not find any differences in the line of development, such as are found in *Paludina* (LEYDIG, AUERBACH) leading to the formation of the hair-shaped and worm-shaped spermatozoa. In fact, *Pentatoma* would seem to be quite unique in the respect of having two types of spermatocytes differing in size alone.

The spermatogonia up to about the anaphase of the last spermatogonic divisions have the same dimensions in all follicles of the testicle. Hence cells of the larger generation cannot owe their greater size to the absence of one or more spermatogonic divisions, as is the case in *Paludina* (AUERBACH, '96). The larger size, characteristic for the larger generation, first appears in the synaptic stage of the 1st spermatocytes, and this increase of size of cell body and nucleus then goes on through the telophase and the rest stage. The greater size

of these cells of follicles 1 and 3 is thus marked from the synapsis stage on, and results in the formation of larger spermatids than are found in the other follicles of the testicle (whence must be concluded that the spermatozoa formed in follicles 1 and 3 are also larger). The volume of the resting spermatocytes of the large generation is about double that of those of the small (compare Figs. 99 and 100 with Figs. 95—98). The great size of cells of the large generation is due to increase in the mass of the idiozome substance and of the cytoplasm, and corresponding increase in the size of the nucleus. But one substance is present in exactly the same amount in cells of both generations, namely the chromatin, for notwithstanding their greater size, the cells of the large generation have no more chromatin than those of the small. Thus it is that the chromosomes of the reduction divisions have the same dimensions in both generations, and therefore the amount of chromatin allotted to the corresponding spermatozoa must be the same. A comparison of the figures of the reduction divisions of both kinds of spermatocytes, shows clearly that there can be no difference in the amount of the chromatin in the two generations, all chromosomes having been drawn with the camera lucida (compare, on Pl. 4, Figs. 167—169, with Figs. 172—175). Also in the rest and telophase of cells of the large generation, the amount of the chromatin appears to be no greater than in the small generation, their nuclei appearing much clearer. The significance of this remarkable fact will be discussed later. The greater size of the nuclei of the large generation is due to greater amount of nuclear sap, possibly also to greater amount of linin.

As to the causes for the differentiation of two kinds of spermatocytes. The difference in size first becomes apparent in the stage of synapsis, i. e. at the commencement of the growth period. Accordingly, the growth period being without doubt the period of most rapid nutrition of the cells, the greater size of the cells in the follicles 1 and 3 must be due to their receiving a greater amount of food than those in follicles 2, 4, 5 and 6. That is to say, the follicles 1 and 3 must be nourished by a richer blood supply. I was unable to find differences in the connective tissue walls of the various follicles, but since the blood must circulate through the lacunae of these walls, future injection preparations might be of value in determining this point. Blood fluid is demonstrated within each follicle, in the spaces separating the spermatocytes, by a homogeneous substance which becomes stained a light brown by the action of HERMANN's fixative; there is no possibility of confounding this substance with the MAYER's

albumen solution with which the sections were fastened to the slide, since the latter fluid remains colorless. It may be noted that in the two testicles of *Pentatoma* studied, as well as in the two of *Tropi-coris*, the two follicles containing the larger generation of cells have exactly the same position with regard to the other follicles, the one being at the periphery of the testicle, the other separated from it by a follicle containing cells of the small generation (Figs. 225, 227, Pl. 5); on this account the larger size of the cells in follicles 1 and 3 can in no way be regarded as an artefact. There appear to be fewer cells in the follicles of the large generation, than in those containing the small generation. The number of cells forming cell syncytia in follicles 1 and 3 appears to be about the same as in the other follicles; at the first I expected to find a greater number, and to explain the greater size of cells of the large generation by assuming that in follicles 1 and 3 all the cells take part in the formation of syncytia, but further study showed that this is not the case.

Most of my figures and descriptions apply to cells of the small generation, those of the larger (marked by an asterisk in the figures) being introduced mainly for comparison. This is due to the fact of the necessity of thin sections for study, sections which at the same time must show the nuclei in their entirety, while only thick sections show whole nuclei of cells of the large generation. And a further reason is that the cells of the small generation are twice or thrice as numerous as those of the large one (there being 4 follicles of the small generation), and hence the various stages of cells of the small generation are found more abundantly. But with the exception of a few minor differences, which shall be mentioned, the two kinds of spermatocytes undergo exactly the same changes.

d) The rest stage.

At this stage the spermatocytes attain their greatest size, though a further swelling of the nucleus is found in the succeeding pro-phases. The resting cells of the large generation have comparatively enormous dimensions, nearly the size of corresponding cells in *Salamandra* and *Plethodon*, so that they are most beautiful objects for investigation. Of course under the term "rest" is understood "rest from division" alone, since at this period the metabolic activity of the cell is probably at its height.

The rest stage (Figs. 95—100) is not sharply demarcated from the end of the telophase nor from the beginning of the prophase; its

essential characteristic is found in the mode of arrangement of the chromatin and of the idiozome substance. The chromatin, while still showing evidence of the continuation of the elongate chromosomes characteristic for the preceding telophase, is now marked by ramification and anastomosis of the chromosomes, i. e. the chromatin assumes a more or less reticulate arrangement, forming a more or less continuous, irregular network, in which individual chromosomes can no longer be distinguished. The heavily-monilated arrangement of the telophase has given place to a connected network of narrower strands of chromatin. The latter are irregular in diameter and form, and connected together and with the nuclear membrane by numerous, delicate linin threads. The ramifications of the chromatin threads are more clearly seen in the cells of the large generation (Figs. 99, 100) than in those of the small (Figs. 95—98), since in the former the nucleus is larger and more clear, on account of the chromatin strands being more slender and more separated from one another.

The chromatin nucleolus (*n. 2*, Figs. 95—100) lies now in contact with the nuclear membrane, and is rounded with the exception of that side flattened against the nuclear membrane. It has undergone a morphological change, since it now contains a central lighter globule, which does not appear to be connected with the exterior by any duct. Since the volume of the chromatin nucleolus is larger at this than at preceding stages, and since this increase in size is probably owing to the presence of the globule within it, it would seem probable that the substance of the latter is derived from without, more particularly, judging from the peripheral position of the chromatin nucleolus, derived through the nuclear membrane from the cytoplasm, a mode of growth which is frequent in true nucleoli (cf. my previous observations, '98). A less probable explanation would be that the globule is a chemically changed portion of its substance. The chromatin nucleolus is now larger in cells of the large than in those of the small generation; though in the early anaphase of the spermatocytes it has the same size in both.

The true nucleolus (*n*, Figs. 95—100) attains its maximum dimensions at the rest stage, is nearly homogeneous in appearance, and without a limiting membrane; its chemical consistency appears to be the same as before. It occupies a position within the nuclear cavity, never in contact with the nuclear membrane. In a few cases it was in contact with the surface of the chromatin nucleolus: this position, characteristic for it in the spermatocytes of *Harpalus*, must, from its rarity in *Pentatoma*, be considered accidental in the latter

form. The nucleolus is in direct contact with strands of chromatin, and its surface is usually a point of apposition for these elements. This apposition would show that the chromatin derives substance from the nucleolus; for the mode of origin of the latter in the synapsis shows that it is not a derivative of the chromatin. The nucleolus is larger in the large than in the small generation of cells, which accords with my assumption of its nutritive value.

The cytoplasm is less dense than in preceding stages, and usually vacuolated at the periphery. Such differences in the cytoplasmic structure at different stages of the spermatogenesis probably correspond to different states of metabolic activity. One or several yolk globules frequently occur in the cytoplasm, these are mature yolk globules and stain deeply, so that it would appear that the formation of the yolk is completed before the rest stage is attained; in oogenesis the formation of yolk usually continues through the latter period also, so that it may be concluded that since in the spermatogenesis only little yolk is produced, enough is formed in the synapsis and telophase to serve for the subsequent nourishment of the cell.

The idiozome (*Id. Z.*, Figs. 95—100) now usually forms a cap surrounding the nucleus on the greater part of its surface; the first steps of this process were seen in the telophase. It usually does not completely envelope the nucleus. Its substance has attained its maximum amount, and is coarsely-granular in appearance, much darker on preparations than the cytoplasm. It is more abundant (absolutely rather than relatively) in cells of the larger generation. According to the plane in which a cell is sectioned, this mass may appear to form a cap around the nucleus, or a single mass at one pole, or two masses at opposite ends of the nucleus; it usually but not always lies close to the nuclear membrane. The granules composing it vary in size and form, and it has no limiting membrane nor separate zones, nor do its component granules show any radial arrangement. With all the stains employed it may be readily distinguished from the cytoplasm. Since minute yolk globules are of frequent occurrence in the idiozome, it is very difficult to make sure of the presence of centrosomes in it. But in two cases at least (Figs. 95, 96) were found in each cell two small granules of exactly equal size, lying in a clear space in the idiozome; and in one of these (Fig. 95) a doubly-contoured line connected the granules. So these granules very probably represent centrosomes, and the clear zone surrounding them might correspond to the inner zone of the Amphibian idiozome.

C. The spermatocytic mitoses.

a) The prophases.

In the resting 1st spermatocytes (Figs. 95—100), as has been shown, separate chromosomes cannot be distinguished. The commencement of the prophase of the first mitosis is marked by a change in the arrangement of the chromatin (Pl. 3, Figs. 100—104). The chromatin reticulum gradually separates out into separate strands, i. e. there is a retraction of its anastomosing processes. Simultaneously the structure of the strands becomes denser: now the chromatin microsomes become grouped close together, while in the preceding rest stage the chromatin was loosely granular or even fibrillar in appearance. While this process is taking place, the reticulum has broken up into a number of loops (chromosomes), which vary in diameter and length, and all of which have at first irregular surfaces (Figs. 104, 105); but there is no monilation of these loops as was found in the telophase.

At it is of great importance to determine the number of these chromosomes, I have counted them with care in a number of nuclei, and only in those cases where the whole nucleus lay in the plane of the section. The loops were counted, by carefully drawing them, in 13 nuclei (Figs. 105—112, 114—118): of this number, 4 contained 3 loops each; 5 contained 4 loops each; 2 contained 5 loops each; 1 contained 6 loops; and 1 (Fig. 111) contained either 3 or 4, I could not determine which. Thus we find that the number varies from 3 to 6 in different nuclei, 3 or 4 being most frequently found. No nucleus was found with only a single loop. Thus in the early prophase, which represents the "dense spirem" stage of other objects, a single continuous chromatin thread does not occur: that is, the spirem stage of the spermatocytes, unlike that of the spermatogonia, shows from the first a number of separate loops. In my preliminary paper ('97) on this subject I stated that a single continuous thread was produced; this erroneous conclusion was due to the observation of a nucleus which did not lie wholly in the plane of the section, with the consequence that all of its loops could not be seen. I have paid particular attention to this matter of the singleness or multiplicity of the chromatin loops, and to their exact number, and am convinced that a continuous spirem does not occur at any period in the prophase, since I have never found a nucleus with less than 3 loops.

We found that in the postsynapsis and telophase preceding the rest stage, the number of chromosomes to a nucleus varied from 3

to 6, so that the number at that time is the same as in the dense spirem stage which is now being considered; hence we must conclude that as many chromosomes become differentiated out of the reticulum of the resting cell, as pass into it. But this is no proof of a retention of the individuality of the chromosomes during the resting period, since, with the facts at hand, we may as justifiably conclude that a nucleus which enters the rest stage with e. g. 3 chromosomes would enter the spirem stage with 4, 5, or 6 chromosomes, as that it would pass into the spirem stage with 3 chromosomes.

It is important to note that the number of the chromosomes in the dense spirem stage is always less than the definitive number found in the two spermatocytic divisions, namely 7. Thus one or more of the 3—6 chromosomes of the dense spirem must segment in order to produce the definitive number; and, as will be shown, this segmentation process may be readily observed in the majority of nuclei about the commencement of the loose spirem stage.

The dense spirem is of shorter duration than the loose spirem stage.

From the resting stage of the 1st spermatocyte to the formation of the spermatid, there is absolutely no longitudinal division of the chromosomes. I have studied hundreds of nuclei in these stages, and at the first with the hope of finding a trace of such a process, but observation shows that all divisions of the chromatin elements are transverse divisions¹).

The long, slender chromosomes of the dense spirem stage gradually shorten and thicken (Figs. 116—118), until a stage is reached which corresponds to the loose spirem of other objects (Figs. 119 to about 122). At the same time the chromosomes become smoother and almost homogeneous in appearance. At the commencement of this stage, as in the preceding, the number of these elements varies from 3 to 6. But as the process of shortening and thickening continues, transverse segmentation of one or more chromosomes takes place (Figs. 124—129), until finally 7 chromosomes result. This segmentation is a transverse constriction, not always at the middle of a chromosome; the constriction does not occur simultaneously on all chromosomes, nor yet it is confined to a particular period of the loose spirem. There is great irregularity in regard to the time of this division, if we take the form of the chromosomes as a criterion of the different stages. And as the figures show, there is throughout the prophase of the

1) After this paper had been sent to press, I found other preparations evidences of a longitudinal splitting at this stage; but the split subsequently disappears.

1st spermatocytic division marked irregularly in the form and size of the chromosomes, between the elements of the same nucleus as between those of different nuclei. This results in the formation of 7 chromosomes which, as a rule, differ from one another very noticeably in volume, and to some extent also in form, though the differences in form are more characteristic of the earlier prophases, before the definitive dumbbell shape has been attained. Their form at the loose spirem stage varies greatly, and no two can be found showing exactly the same outline (Figs. 124—136). They are now as a rule rod-shaped or irregularly U-shaped or V-shaped; and in those destined to segment into definitive chromosomes, and such are usually the longest loops, the transverse constriction usually appears at the bend of the U or V. Even those which already have the value of definitive chromosomes, i. e. those which do not divide further until the metakinesis of the 1st division, usually show a transverse constriction at the point of bending. This fact is important, since it shows that as early as the commencement of the loose spirem many of the chromosomes already show the transverse constriction, which they all have just before the disappearance of the nuclear membrane. A glance at Figs. 124—146 demonstrates conclusively how early this transverse constriction makes its appearance, though different chromosomes vary from one another in regard to the time at which it first appears.

The loose spirem cannot be sharply demarcated from the dense spirem nor from the end of the prophase; it may arbitrarily be said to terminate when the 7 chromosomes have attained their definitive dumbbell shape.

In many nuclei, besides the rod-shaped and bent chromosomes, are found ring-shaped ones (Figs. 122, 125, 126, 129, 130, 132, 135, 143—147), the origin and valence of which remains to be discussed. The presence of such ring forms is not characteristic of a particular stage; in the majority of nuclei where they occur, only one is found to a nucleus. I estimate that they do not occur in more than one-fifth or one-fourth of the cells at this stage, so that their presence must be considered rather exceptional. It is, of course, necessary to determine whether they have the value of univalent, bivalent or quadrivalent chromosomes, and whether their form might be due to processes such as produce the chromatin rings in the heterotypic mitoses of the salamander spermatocytes, or those of *Gryllotalpa*. Such questions are to be solved in part by the examination of nuclei in which all the chromosomes lie in the plane of the section, and a

number of figures are given in illustration. They vary in size, and are frequently so thick as to include only a small space. Most frequently they do not appear as quite closed rings but either show a constriction at one point (Figs. 130, 136, 143), or show a break at one point (Figs. 129, 136, 139). Not infrequently the rings are elongated (Figs. 125, 145). Now between such an incompletely closed ring and the more usual V- or U-shaped elements all intermediate forms are to be found, which speaks decidedly for the conclusion that the rings are chromosomes which differ from the others in having their ends in contact. The strict proof for this view is brought out by counting all the chromosomes in a nucleus: the number of the rings plus the number of the other elements is almost always 7, so that each of them has the value of any of the other chromosomes (Figs. 125, 126, 132, 139, 143; of the Figs. 124—149 all represent entire nuclei except 135, 142 and 146). Thus the facts show that in almost all cases each ring has the value of a single chromosome, comparable to the other chromosomes of the spermatocytes, and hence (as will be shown more fully) are bivalent; they differ from the others only in having their ends joined together. The difference in form between them and the rod-shaped chromosomes is striking, but intermediate in form are the U- and V-shaped elements. In process of formation they are undoubtedly derived from those chromosomes of the dense spirem stage, which had a circular shape, with the ends close together or apposed (Fig. 122). In only very few cases have the rings the value of more than one chromosome each. In one nucleus (Fig. 146) we find a ring formed by two, small, transversely-constricted chromosomes, lying parallel to one another; since there were only 5 other chromosomes in this nucleus, this ring has the value of 2 chromosomes. A similar relation was found also in two other nuclei (Figs. 136, 146). In a single case (Fig. 147) a ring was formed of 4 well-demarcated chromosomes, and there were only 3 others in the nucleus. These were the only cases observed by me, where a ring had the value of more than 1 chromosome. Even in these atypical cases the chromosomes are only temporarily in contact with one another, since in the equatorial plate of the 1st spermatocytic division (Pl. 4, Figs. 170, 171, 176—189) 7 chromosomes always occur without exception, and never unions of two or more. At the commencement of the loose spirem, before the definitive number of chromosomes is produced, the sum total of a chromatin ring plus the other elements may be less than 7, so that by observation of such

stages alone one might conclude that a ring had the value of more than one chromosome; but a study of the subsequent stages shows that it is typically a single chromosome, and that one or more of the other chromosomes is destined to segment to furnish the necessary number (7) of chromosomes.

Thus there are in the dense spirem from 3 to 6 chromosomes; these become thicker and shorter, and at the commencement of the loose spirem one or more of them segment transversely until the definitive number, 7, is produced, this being the number always found in the following monaster stage. The 7 chromosomes of the monaster are bivalent in value, and the reduction in their number must be referred to the preceding synapsis. But, as we have seen, the number of chromosomes at the latter stage and in the dense spirem is always less than 7 (from 3—6). Hence the chromosomes appear in less than half the normal number (14) in the postsynapsis and dense spirem, so that it is necessary that one or more of those of the dense spirem segment in order to produce the 7 definitive chromosomes. Until this definitive number is formed, some of the long chromatin loops necessarily are quadrivalent. But I nevertheless would apply the term chromosome to these loops, for reasons which will be brought out in the chapter "General considerations".

It is remarkable how early the transverse constrictions of the chromosomes appear. In the loose spirem stage it is already apparent on the chromosomes, and becomes still more marked as the latter shorten and thicken, that is, long before they are arranged in the equatorial plate (Figs. 127—159). Frequently also in the loose spirem are found quadrivalent chromosomes with a constriction about the middle destined to divide it into definitive chromosomes, while at the same time a constriction is seen around either half of the chromosome, the latter being the constrictions of the definitive chromosomes (Figs. 126—128); since this constriction appears so early on the chromosomes, while the nuclear membrane is still intact and before the mantle fibres appear in the nucleus, we must regard it as the result of automatic movements on the part of the chromosomes themselves, i. e. as the result of automatic wandering and segregation of the microsomes. Sometimes the constriction cuts in so deeply before the nuclear membrane disappears, that the two chromatin halves of the chromosome are united by only a bridge of linin; and occasionally a chromosome may divide into two before it reaches the equator of the spindle (*x*, Fig. 162, Pl. 4), which clearly proves that

the segregation of the chromatin at the two poles of the chromosome is not produced by the agency of mantle fibres.

Throughout the spirem stages the chromosomes lie close to the nuclear membrane, though this disposition is not clearly shown in all the figures on account of the curved surface of the nucleus. The 7 chromosomes, from the end of the loose spirem on, continue to shorten and thicken until the regular dumbbell shape is reached (Figs. 136—159); at the same time they appear to undergo a slight diminution in bulk, probably due to greater concentration of their substance. The constriction of each is still transverse to its long axis, and we shall find that this plane of constriction later comes to lie in the plane of the equatorial plate (Figs. 160—169, 172—175). The chromosomes attain their definitive form shortly before the nuclear membrane disappears; their outlines now appear quite smooth, and their substance homogeneous (Figs. 148—159). It is the rule that the chromosomes of a given nucleus vary greatly in volume, the largest having sometimes 6 times or more the volume of the smallest; it is seldom that one finds a nucleus in which all the chromosomes have approximately the same volume. Differences in form still persist, but they are not nearly so marked as in previous stages. It is a difficult fact to determine, but it seems that, despite the differences in the volume of individual chromosomes, the sum total of chromatin is approximately the same in all nuclei. This is the case for cells of the large as well as of the small generation; and the fact is important, showing that the amount of hereditary substance allotted to the spermatozoa is approximately the same in all cases, though the morphologically less important substances, such as the cytoplasm and nuclear sap, vary dimensionally very markedly in different cells. Thus notwithstanding the various degrees of nourishment to which individual cells are exposed, there would seem to be a regulative process in each cell keeping the amount of chromatin at a given norm. In the growth period of the spermatocytes the chromatin more than doubles its amount (compare the spermatogonic with the spermatocytic monasters); but still the chromatin would appear to grow at the same rate in all cells, even in those of the large and small generations. What is the nature of this regulative factor? The answer is deeply needed from the standpoint of heredity, though it will be probably never settled empirically. As to the mode of growth of the chromatin, I would propose two suggestions. Either we may assume that the chromatin microsomes do not divide in the growth period, but only increase in

bulk; a view which seems improbable, since in the dense spirem stage of the spermatocytes the microsomes appear to have about the same volume as those of the preceding anaphase. Or we must assume that the addition of nourishment to them superinduces the formation of new microsomes. Such formation of new elements might possibly be due to the direct transformation of nutritive substance into microsomes. Or it might be caused by addition of food particles to each preëxisting microsome, this addition of food (implying increase of volume) indirectly causing division of the microsomes. Division of the microsomes has been observed by BRAUER ('93 b) in the spermatogenesis of *Ascaris*. However this may be, may the process of division of microsomes be referable to nutritive processes, either directly or indirectly? The segregation of microsomes at different points of a chromosome, however, could hardly be explained on this ground, since the segregation takes place in the prophases of mitosis, when active nutritive processes have probably ceased to greater or less extent.

In the preceding rest stage we found the centrosomes, in the few cases where they could be observed, lying in pairs in the cytoplasm of the cells; and from this we concluded that their division had been accomplished in the early anaphase. They are difficult to discover in the early prophases (dense spirem) of the 1st spermatocytic mitosis, owing to the absence of astral radiations at this stage. A long search has been rewarded by the discovery of them in only a few cells at this stage, from which I conclude that the process of their wandering to opposite poles of the nucleus must take place very rapidly. In two of these cases, representing dense spirem stages of the large generation (Figs. 101, 102), the centrosomes are seen at some distance from the nucleus, the axes connecting them approximately paratangential to the latter. In each of these cases, which represent successive stages, the two centrosomes are connected by a doubly-contoured line, which is the optical representation not of a primary centrodesmosis, since this line is very pale and does not stain like the substance of the centrosomes, but probably of a delicate central spindle; it represents probably only the outline of a spindle, possibly a central spindle sheath, such as has been described by LAUTERBORN ('96) for *Surirella* and other Diatoms. A central spindle at about the same stage is shown also in Fig. 103, a cell of the small generation; and also in Figs. 119, 121. But I am doubtful whether the two other figures (137, 138) represent true central spindles: here each pair of centrosomes appears to be joined by a single line, which would be difficult to explain,

except by assuming that here the central spindle had become narrower. The five cases in regard to which there can be no doubt (Figs. 101—103, 119, 121), however, show that when the centrosomes first wander apart a central spindle connects them. There are no pole radiations at this stage. I have been unable to determine with surety centrosomes and central spindles from this stage, until the centrosomes have reached opposite sides of the nucleus (Figs. 150—159). The nuclear membrane is still intact, but thinner than previously. Around each centrosome, when they have attained this position, is a well marked pole radiation, the rays of which insert themselves on the centrosomes, and gradually extend outwards until they reach the cell membrane (Figs. 150, 153—159). At first the pole rays appear micro-somal, but subsequently become homogeneous, though this difference has not been shown in my figures; this agrees with the observations of DRÜNER ('94) on cells of *Salamandra*. Those pole rays are more numerous and more pronounced which pass towards the equator of the cell, than those which pass to the cell membrane (a fact noted also by DRÜNER, MEVES and others), and they never produce any pulling in of the cell membrane above the centrosomes (such as has been described by VAN BENEDEN, '83, for *Ascaris*). Further, it may be noted that the achromatic spindle does not occupy any particular position with regard to the line of the greatest amount of cytoplasm.

The early stages of the central spindle have been described and figured (*c.s.p. 1*, Figs. 101—103, 119, 121, and possibly 137, 138). But when the two centrosomes are situated at opposite poles of the nucleus (Figs. 150—159) the nuclear membrane is still present, and no fibres connecting the centrosomes are to be seen in the nuclear cavity. What then has become of the central spindle? Unfortunately I was unable to find any centrosomes in the stage immediately preceding the latter period, and so cannot answer this question positively. Two possibilities suggest themselves: either the central spindle has disappeared, or else it still persists, and in the latter case is so closely apposed to the outer surface of the nuclear membrane that it cannot be distinguished. In the latter case, the nucleus being round or ovoid and the centrosomes at opposite poles of it, the central spindle must be curved around the surface of the nucleus. I give a figure (*c.s.p. 2?*, Fig. 150) of a case showing two centrosomes lying on the surface of a nucleus, in which, by careful focussing of the microscope, two fibres could be made out which seemed to connect the centrosomes. This was the only case where I could distinguish such apparent connecting

fibres, and since it could not be positively determined that these fibres did not lie within the nucleus and so represent mantle fibres, I am inclined to conclude that when the centrosomes reach opposite sides of the nucleus, they are no longer connected by fibres, and hence that the original central spindle has disappeared. I studied numerous cells in this stage to determine the possibility of the central spindle lying in a groove or furrow of the surface of the nucleus. In this case one would find evidences of such a furrow on cross sections of the nucleus, i. e. sections transverse to a line connecting the two centrosomes; but no traces of a furrow were to be seen. So we may conclude that the primary central spindle disappears; the more so, indeed, since our present knowledge of the central spindle as an extensible structure, would preclude the possibility of its curving around the surface of the nucleus, and subsequent shortening and straightening in the following monaster stage. The fibres which connect the centrosomes after the nuclear membrane have disappeared, and which shall be described below, would thus appear to have no connection with the primary spindle. Other cases have been described of the disappearance of a primary central spindle, as e. g. in *Myzostoma* (WHEELER, '97), so that *Pentatoma* is not isolated in this regard. In the spermatogonic mitoses the primary central spindle persisted; and this fact is explained by the earlier disappearance of the nuclear membrane in that generation of cells — the disappearance of the nuclear membrane before the centrosomes had reached opposite sides of the nucleus.

When the centrosomes have passed to opposite poles of the nucleus, we find each of them doubled, due to a division of each centrosome about this stage (Figs. 150—153, 156, 157, 161—166, 168, 172, 174, 175). It is the rule that each is doubled from this stage up to the metaphase; in a small number of cases they appear single (Figs. 154, 155, 158—160, 167, 173), but most cases of this kind are probably to be explained by the fact that both centrosomes of a pair do not always lie in the plane of the section. Sometimes a single centrosome at one pole of the nucleus is equal in volume to the two at the opposite pole, and then we can be sure that the former not yet divided, and hence that the division of the centrosomes does not always occur simultaneously. In most cases the two centrosomes of a pair may be seen to be connected by a true centrodiesmosis, so that the whole has a dumbbell shape; but often the centrodiesmosis is not clearly demonstrable, though it is probable that it is as a rule

present up to the stage of metakinesis, since after or at that stage, when the centrosomes separate, it may be clearly seen. The size of the centrosomes is much greater than in the spermatogonic mitoses, and my figures do not represent them too large. They are well-marked, spherical bodies, apparently homogeneous, which stain deeply with safranin, but are scarcely at all differentiated by the use of haematoxyline-eosin or the EHRLICH-BIONDI stain. The various spindle fibres pass with great clearness to their very surface, but there is no specially differentiated portion of the spindle in their neighborhood (no attraction sphere nor microcentrum). It is noteworthy that they are larger in cells of the large than in those of the small generation, since this would show that their volume would vary directly with the amount of the cytoplasm. And since they do not appear to divide simultaneously, they may be conceded a certain independence of action.

Before the monaster stage is completed, a line joining the two centrosomes of a pair may be at right angles to the axis of the spindle, but more frequently either coincides with it or cuts it at an acute angle; while in the completed monaster the axis of the one is usually perpendicular to that of the other. From this it may be concluded that the axis of division of each centrosome at first nearly or quite coincides with the axis of the spindle and that it subsequently turns so as to make an angle of 90° with the latter.

When the centrosomes are at opposite poles of the spherical or oval nucleus, a remarkable morphological peculiarity becomes apparent, which to my knowledge has been remarked only by HENKING (spermatocytes of *Pyrhocoris*). At that point where the centrosome lies the nuclear membrane projects out to meet it in the form of a little cone (Figs. 151—153, 156, 158, 159). This relation is apparent in all cells of the large generation (Figs. 151—153), and in most of those of the small. Each conical projection may or may not quite reach to the centrosome; the nuclear membrane on the surface of the projection has the same structure as at other points. Enclosed within this projection lies a structure not noticed by HENKING: this is a mass of substance (*n*, Figs. 151, 152, 155, 158, 159), as seen on cells fixed by HERMANN's fluid, of nearly homogeneous appearance, without a sharp outline, slightly refractive, and which does not become stained by HERMANN's method though slightly browned by the action of osmic acid. The volume of the substance varies, even the opposite masses of substance of the same nucleus may vary in amount. Its shape also is irregular it may be more or less conical or rounded, but more

frequently it has approximately the form of a mushroom, with a "stem" projecting into the nuclear cavity, and a thickened "head" lying within the conical projection of the nuclear membrane (Figs. 151, 152, 159); in this case the "stem" of the mass is usually lighter at the core than at the periphery. When present, it always fills the projection of the nuclear membrane, but appears to be absent in some cells of the smaller generation (where likewise the conical projection of the nucleus is not always present). It is very probable that these masses of substance represent remnants of the true nucleolus, with which they agree in consistency, and in reaction to stains. In the resting 1st spermatocytes (Pl. 2, Figs. 95—10) the nucleolus is usually single, and always lies within the nuclear cavity in close apposition to the chromatin strands. In the succeeding dense spirem stage, when the chromatin loops move to the periphery of the nucleus, they carry the nucleolus along with them, it still being in contact with one, so that the nucleolus reaches the nuclear membrane (*n*, Figs. 104, 113, 116, 117). In nuclei of the loose spirem stage I was seldom able to find traces of the nucleolar substance, but occasionally observed small masses close to the nuclear membrane, which probably represented portions of the nucleolus. But how this substance comes to lie so regularly within the conical projections of the nuclear membrane, could not be determined: the nucleolus may be traced on its course to this membrane, but no further. The identity of the two substances, however, is rendered very probable by their similarity in appearance. In a few instances there was noticed on the outer surface of one of the nuclear projections, i. e. close to the centrosomes, an exactly similar mass (Fig. 153); most probably the latter represents some of this substance which had exuded through the nuclear membrane at that point. This substance is more voluminous in amount, and more regular in occurrence, in cells of the large than in those of the small generation; which accords with the fact that the nucleolus is larger in the former than in the latter. WILCOX ('95) described in spermatocytes of *Caloptenus* the wandering of the nucleolus towards the periphery during the prophase; but then he concluded that the nucleolus divided into two, one part becoming a centrosome. In *Pentatoma* the centrosomes appear at some distance from the nucleus, while the nucleolus is still found in the nuclear cavity; and the possibility of a true nucleolus standing in any connection with a centrosome seems to me very doubtful, when we bear in mind the mode of origin and economy of nucleoli (in a previous communication of mine, '98, have

been reviewed all the cases where centrosomes have been described as arising from nucleoli, and there I endeavored to prove that as yet no proof of such a genetic connection has been brought for any case).

We may then conclude that the masses of substance lying within the conical nuclear projections, are very probably of nucleolar origin. But here other questions arise, more difficult to answer. What produces the conical projections — a force exerted by the centrosomes, or the pressure of the nucleolar masses upon the nuclear membrane? Then, why should the latter lie in both of these projections — has the nucleolus become divided and its halves then become removed to opposite poles by some centrosomal force? Nucleolar mass and conical projection almost always occur together, that is the only fact at hand, and it is futile to discuss the question further until further facts are forthcoming.

As to the origin of the mantle fibres. The pole radiation first appears, and is well marked before the mantle fibres can be found (Figs. 153, 159). The latter arise within the nucleus before its membrane has disappeared, and from the first their proximal ends are connected with the centrosomes (Figs. 154—158). They appear to be formed, in great part at least, of the linin threads of the nucleus, though their proximal ends may be cytoplasmic. They are not products of the substance of the nuclear membrane, since they are quite clearly marked before the solution of the latter; when the latter structure does disappear, it is quite possible that some of its substance becomes changed into pole fibres. Within the nucleus, throughout the prophase, the chromosomes are connected by a linin network; in cells at the periphery of the testicle this appears rather as a coagulated, somewhat granular mass (Figs. 152, 153), probably caused by too long action of the fixing reagents; but in cells near the centre of the testicle the network is well pronounced (Figs. 144—158). Shortly before the nuclear membrane disappears a few linin threads remain connecting the chromosomes, and these, which are found even in the monaster stage, may be termed inter-chromosomal fibres (interzonal fibres of MOORE, '95). The remainder of the achromatic elements within the nucleus gradually take up a peripheral position near the chromosomes, and become arranged in the direction of the centrosomes. These linin elements are at first ramified with anastomoses, but subsequently become demarcated from one another. They may be seen connecting the chromosomes with the centrosomes, while the

nuclear membrane is still present, a fact which is of value in determining their mode of origin in *Pentatoma*. But another possibility in regard to their mode of origin remains to be mentioned: it might be assumed that they are formed from the nucleolar masses which lie opposite the centrosomes. I have noticed such masses which appeared to be transversed by mantle fibres, but this observation does not prove anything. The nucleolar masses disappear at the time that the nuclear membrane does, but this is generally characteristic of nucleoli in mitosis. STRASBURGER ('97) is nearly the only author who ascribes a nucleolar origin to spindle fibres.

The idiozome in the early prophases (*Id. Z.*, Figs. 101, 102, 105) has the same position as in the rest stage, but subsequently decreases in amount (Figs. 119—121, 137, 138), and at the time when the pole rays are well developed remnants of it are to be seen at the periphery of the equator of the spindle (Figs. 153—158). Only in a very few cases are any traces of it to be seen near the centrosomes (Fig. 158). If we regard the pole rays as fibres which exert a pushing force, for which my observations on *Pentatoma* offer some support, they might be considered the mechanical agents in the movement of the idiozome granules towards the equator of the spindle. In cells of the larger generation a greater amount of this substance remains in mitosis, corresponding to its greater volume in the resting cell. There is no reason for supposing that it becomes changed into the astral rays, on account of the persistence of some of it during mitosis; but what becomes of that which disappears could not be determined.

With the disappearance of the nuclear membrane we find the large, clear nuclear cavity, in which the 7 chromosomes lie irregularly arranged, and which is bounded by the pole fibres (Figs. 160—165). In fact all the cytoplasm seems to become arranged in the polar radiation, except in cells of large diameter, where a reticular cytoplasmic appearance persists at the periphery of the equator, seldom at the poles of the cell (Figs. 167, 173); this of course would correspond to the terminal reticulation of astral rays in other objects. To each end of each chromosome are attached two mantle fibres (Figs. 160—169, 172—175); thus the same number of mantle fibres to each chromosome as in the spermatogonic mitoses. These are thicker than the pole rays. Before the nuclear membrane disappeared, it was impossible to determine exactly how many fibres were attached to each chromosome, though in some cases it appeared that as many as 3 or 4 were applied to each end of some of the latter (Fig. 156);

DRÜNER ('94) also found that the number of these fibres is most abundant at the time of their first appearance. They now seem homogeneous.

In the early prophases the chromatin nucleolus becomes rounded, but at first retains its central clearer globule. At the loose spirem stage it commences to grow smaller, at the same time losing the central globule (*n.* 2, Figs. 104, 105). This decrease in dimension continues until it has become smaller than any of the chromosomes (from Fig. 123 on); and is probably due mainly to dissolution of its substance in the nuclear sap, and not to segmentation, for though fragmentation of it occurs, as is proved by the number of small portions scattered occasionally through the nucleus (cf. the Figs. 124—149), still the volume of these taken altogether does not equal the volume of the original one. The decrease in size continues until the end of the loose spirem, when a dimension is attained which is approximately uniform for the chromatin nucleoli of all cells; one or more of the smaller bodies, which arose as fragments of the original chromatin nucleolus, may still be seen in the nucleus, and often up to the monaster stage. At the time when the chromosome have attained their definitive form, it usually becomes likewise elongated and dumb-bell-shaped (*n.* 2, Figs. 131, 143, 144, 152, 157); in the majority of cases it appears to assume this form before the nuclear membrane disappears. Thus it looks like a diminutive chromosome among larger ones. As the true chromosomes now stain with saffranine it likewise resembles them in coloration. This peculiar structure acted like a nucleolus in the rest stage, but in the monaster is destined to lie in the equator among the chromosomes, where it also becomes divided in metakinesis, and so terminates in acting like a chromosome, as at the commencement it had been formed from one.

b) The 1st spermatocytic monaster.

The stage of the monaster is now soon reached, there being but a short period between it and the time of disappearance of the nuclear membrane. Before the chromosomes have been pulled into the equator, and while they are still loosely scattered (Figs. 160—167), one can easily determine the presence of continuous fibres joining the opposite pairs of centrosomes (Figs. 160, 162, 164, 165). There are but a small number of such fibres, at least I have been unable to find more than 5 or 6 to a cell; at first they are irregularly bent, but later probably become straightened out. When the monaster stage

is reached they are usually hidden by the mantle fibres. Since, as has been shown, the primary central spindle probably disappears, this group of connecting fibres may be termed the secondary central spindle. It would seem that the latter, unlike the primary one, is a derivative of the nuclear linin.

By the gradual tension of opposite pairs of mantle fibres, the chromosomes are pulled into the plane of the equator (Figs. 160—169), where they eventually become arranged quite close together. The fact of chief morphological importance in this process, is that it results in the grouping of them with the line of their transverse constrictions in the equatorial plane (Figs. 160—169, 172—175). The chromatin nucleolus also (*n. 2*, Figs. 161—169, 173—175) comes to occupy a corresponding position, so that it too is destined to become transversely halved. It is interesting that the latter structure has attached to each of its ends two pairs of mantle fibres, which is another point it shares in common with the chromosomes. Smaller fragments of the original chromatin nucleolus sometimes also occur in the region of the spindle, apposed to the pole or mantle fibres, but they do not become divided nor constricted in mitosis (Figs. 163, 164). Yolk globules (*Yk. Gl.*, Figs. 160, 161) are found not infrequently at the periphery of the cell, but never in the chromosomal plate.

In the completed monaster the 7 chromosomes lie close together at the equator of the spindle, their transverse constrictions coinciding with this plane, their long axes with the axis of the spindle (Figs. 169, 172—175). The transverse constriction, if not always situated at the middle of a chromosome, at least always lies so that it demarcates two portions of equal volume. In the great majority of cells, probably in every case, the chromatin nucleolus lies in the chromosomal plate, and though frequently hidden on side views of the spindle, may almost always be seen on pole view (*n. 2*, Figs. 176—189). So regularly does it occupy this position, that I do not hesitate to conclude that in those cases where it cannot be seen, it is nevertheless present and only obscured by the chromosomes. All the chromosomes do not reach their definitive position simultaneously, one or two frequently lagging behind the others (Figs. 161—168). A figure (Fig. 174) is given of the solitary case found where the chromosomes were nearly round in form, though in the smaller chromosomes of this abnormal case the transverse constrictions could be seen. In all other cells seen in the monaster stage, and I have seen more than a hundred of them, all the chromosomes were plainly transversely constricted.

But the chromatin nucleolus, on the contrary, is sometimes not so constricted.

The arrangement of the chromosomes in the equatorial plate is best seen on pole views. Of these are given a number of figures (Figs. 176—189), which have been drawn in succession as I chanced to meet with them on sections, so that from them the general arrangement of the chromosomes may be deduced. As they show, it is most usual to find a circle of 6 chromosomes, within which lies the 7th chromosome and the chromatin nucleolus, though deviations from this arrangement are frequent. These figures show the greatest diameter of each chromosome seen in the plane of the section; but the differences in the volume of individual chromosomes can only be determined with accuracy on lateral views of the spindle. The chromosomes are rarely in actual contact with one another, so that it is probably the fibres of the central spindle which keep them apart from one another. The size of the spindle varies more or less according to the size of the cell.

c) The 1st spermatocytic metakinesis and dyaster.

Though the reduction phenomena are exactly the same in cells of the small and of the large generation, they may be studied to better advantage in the latter, since in these the centrosomes are larger, and, owing to the greater size of the cell body, the spindle fibres and their movements may be seen with greater clearness; the figures given to represent these phenomena have been drawn mainly from cells of the larger generation.

The 7 chromosomes and the chromatin nucleolus are so situated in the monaster stage, that their transverse constrictions coincide with the plane of the equator (Figs. 169, 172—174). These elements first undergo a slight degree of elongation, probably due to the tension of the mantle fibres; and shortly after follows a transverse constriction of them (Figs. 190—195). The division of the chromosomes must be considered to be due to automatic movements of the chromatin microsomes, as has already been discussed; while the separation of their halves is, of course, produced by the tension of the mantle fibres. If the division of the chromosomes were directly caused by the mantle fibres, one would expect to find the chromosomes becoming gradually more and more constricted, until the constriction were reduced to a mere thread; this, however, is rarely observed (Fig. 191). On the contrary, two different modes of division of the chromosomes can be observed. Either a narrow split, with parallel boundaries, extends across the chromo-

some; or else a break occurs first in the axis of the chromosome, while the chromatin is still continuous at the periphery (Figs. 190—194). In the latter case, after the chromosomes have become completely divided, we see a concavity on that surface of each chromosome which lies nearest the other daughter chromosome (Figs. 194, 125). These two modes of division occur with equal frequency, and show that the commencement of the division of the chromosomes is automatic. This active division on the part of the chromosomes must be due either to a migration of the microsomes to opposite poles, or else to some tension or concentration of their linin matrix.

The several chromosomes do not divide simultaneously, just as they did not all reach the equator at the same time: perhaps those which come first into position are the first to divide.

As the daughter chromosomes separate from one another, connecting each two is a linin thread, a connective fibre, derived entirely from the linin within the chromosomes (Figs. 192—202). As in the spermatogonic mitoses, each of these threads appears to be a hollow cylinder of linin, and thus is probably a derivative of a linin sheath of the chromosome. They are the thickest fibres of the chromatic spindle. At the following dyaster stage they are frequently found crossing one another (Fig. 198), due to the chromosomes having shifted their relative positions during the metakinesis. They persist intact until the separation of the daughter cells (2nd spermatocytes), when they break at the cell membrane (Figs. 201, 202, 206, *Cn. F*); but I have been unable to determine what becomes of them subsequently.

Up to the monaster stage the centrosomes were paired, with the two of each pair usually lying in close contact with one another (Figs. 151—169, 172—175); about the time of metakinesis the two of each pair begin to separate from one another, in a line which is usually not quite at right angles to the axis of the spindle (Figs. 201, 202). The planes of position of the centrosomes do not always coincide — indeed they usually do not, which is necessary to bear in mind in considering those figures where a pair of centrosomes is seen at one pole, and only one centrosome at the other pole. Further, the centrosomes of the two pairs do not separate simultaneously nor with equal rapidity.

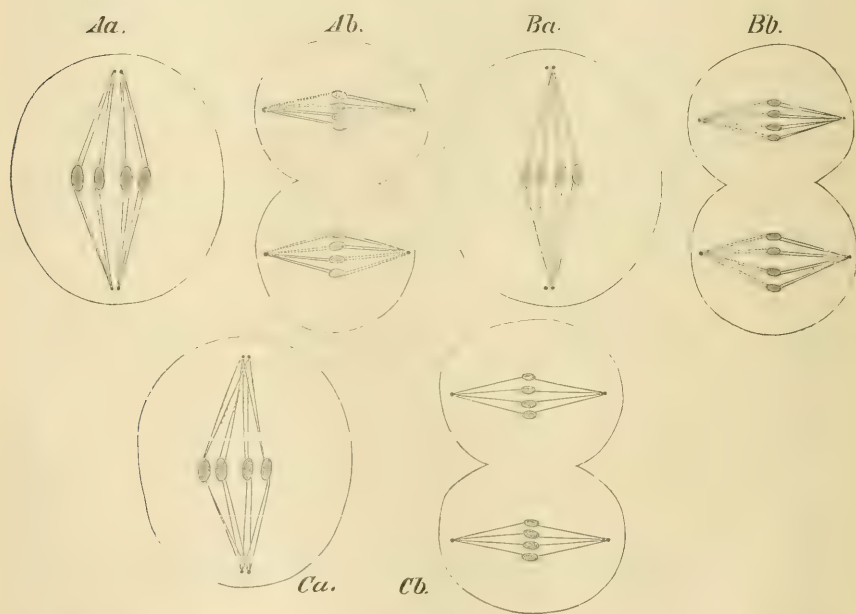
When the two centrosomes of a pair first commence to separate they are connected by a primary centrodemosmos, i. e. a bridge of centrosomal substance (*c. ds.*, Figs. 191, 192). This soon disappears

(by retraction of its substance into the centrosomes) and its place is taken by a delicate central spindle, which is at first of an ovoid shape (*c. sp. 3*, Figs. 193—195—202); at the earliest stage (Figs. 193 195, 198, 199) only the boundaries of this spindle are to be seen, and these probably represent a central spindle sheath (cf. LAUTERBORN, '97), but later the spindle becomes elongated and then is seen to be composed of a number of delicate fibres, which pass continuously from centrosome to centrosome. This, which seems to have no genetic connection with the secondary central spindle of the monaster stage, may be termed the tertiary central spindle of the reduction divisions, since it is the third one produced. It is seen in these stages with great distinctness in all cells. The proof that it has no genetic connection with the secondary central spindle is brought by the fact, that the latter still persists in the dyaster stage connecting centrosomes of opposite pairs (*c. sp. 2*, Figs. 201, 202); but the possibility remains, that the tertiary central spindle might be formed from the proximal ends of the fibres of the secondary one. Perhaps the secondary central spindle and the connecting fibres become changed into pole fibres in the 2nd spermatocytes.

From the time of disappearance of the nuclear membrane up to the metakinesis a pair of mantle fibres is attached to each end of each chromosome and of the chromatin nucleolus, that is, each pair of centrosomes forms the point of attachment for 8 pairs of mantle fibres (Figs. 160—169, 172—175). In these stages the centrosomes of each pair are so closely apposed, that it is difficult to determine by observation alone whether each centrosome receives only one of the two mantle fibres of each pair. But the study of the subsequent metakinesis shows that this must be the case, since when the centrosomes of a pair separate it may be clearly seen that a single mantle fibre passes from each centrosome to each chromosome (Figs. 192—195, 197—201, 203, 204). Before the centrosomes have widely separated, the mantle fibres of the two intersect one another (Figs. 192—195, 197—200). But when the centrosomes have reached opposite points of the cell, i. e. in the monaster stage of the 2nd spermatocytic division, they no longer intersect one another, but a single mantle fibre is attached to each end of each chromosome (Figs. 201—205). Since two mantle fibres, however, were originally attached to one end of a chromosome, one of them must have retained its original position, and the other have become moved to the opposite end of the chromosome. What is fully determined by the observation of these interesting phenomena,

is that: 2 mantle fibres are attached to each end of each chromosome in the monaster of the 1st spermatocyte; only one mantle fibre is attached to each end of each chromosome in the corresponding stage of the 2nd spermatocyte; and that in the metakinesis of the first division, when the centrosomes of a pair separate, a single fibre passes from each to each chromosome, with the result that the fibres of the two centrosomes intersect.

There are but few observations on the mode of transposition of the mantle fibres in the metakinesis and dyaster stages of the reduction divisions in objects, where, as in *Pentatoma*, there are no anaphases interposed between the two succeeding divisions. In such cases there are only three thinkable modes of rearrangement of the mantle fibres for the second division, one of which has just been described for *Pentatoma*, and is represented in the appended diagrammatic woodcut, Figs Ca and Cb. (In this woodcut only 4 chromosomes are delineated,



for the sake of simplicity.) By a second thinkable mode, at the division of the centrosome each daughter centrosome would retain two pairs of fibres (Fig. Aa); then when the centrosomes had reached opposite poles of the daughter cell, a new set of mantle fibres must

necessarily be produced at one end of each chromosome (Fig. Ab, in which, as in Fig. Bb, the dotted lines represent the new set of mantle fibres). By the third thinkable mode, when the centrosome divides one daughter centrosome would retain all the mantle fibres, while a secondary set of mantle fibres must become developed and attached to the other daughter centrosome (Figs. Ba, Bb). But I think it most probable that the mode of transposition of the mantle fibres in metakinesis which occur in *Pentatoma* (Figs. 192—195, 197—204) will also be found to occur in other spermatocytic divisions, at least for those cases, where in the monaster of the 1st spermatocyte there are 2 mantle fibres attached to each end of each chromosome.

To return to the chromosomes, the early metakinesis of which has been described. By the tension of the mantle fibres the daughter chromosomes are pulled to opposite poles of the spindle, which latter elongates markedly during metakinesis. Before the chromosomes have reached the poles of the spindle, they gradually elongate, not simultaneously however, with their long axes parallel to the axis of the spindle (Figs. 193—199). And now a fact may be determined, which is of the greatest importance in estimating the morphological value of the second division of the chromosomes. While the latter are still parallel to the axis of the spindle, there may be clearly seen in some cases a transverse constriction on some of the chromosomes, so that they already acquire a dumbbell shape (Figs. 194, 196—198). These constrictions do not appear on all simultaneously, nor yet are they always to be seen at this early stage; but the fact that these constrictions frequently appear as early as this stage, shows that these must be undoubtedly the same transverse constrictions as those which are found on all the chromosomes of the 2nd spermatocytic dyaster. When the daughter chromosomes have reached the poles of the spindle, i. e. in the dyaster stage, each of them is of a shortened dumbbell shape (Figs. 200, 201, 206—212). Since they do not all lie in the same plane, some of them become cross sectioned in the preparations, and then appear spherical; but from a careful examination of numerous cells, it appears without doubt that all the chromosomes are transversely constricted in the dyaster stage. In the completed dyaster stage, when the centrosomes of each 2nd spermatocyte are at opposite poles of the cell, all the chromosomes are pulled, by the tension of the mantle fibres, into a plane perpendicular to the axis of the former spindle (Figs. 201, 203—206); and then it is necessary, in order to

have side views of the chromosomes, to view them from the pole of the original spindle (Figs. 203—205, 207—212). By continued tension of the mantle fibres they all come to lie parallel to one another, in such a way, that the plane of their transverse constrictions is perpendicular to the axis of the tertiary central spindle (Figs. 213—217). At this stage the chromosomes often lie so densely that they can hardly be distinguished from one another (Fig. 202), but they do not fuse together, as this figure would indicate, but all persist as separate elements, that is, it is only a case of close apposition.

The appearance of the transverse constrictions on the daughter chromosomes, which may frequently be noted while the latter are still parallel to the axis of the original spindle (Figs. 194, 196—198), and then the easily observable torsion of the longitudinal axes of the chromosomes through an angle of 90° , proves that these constrictions are truly transverse; and hence, that the second spermatocytic division, like the first, results in transverse (reduction) divisions of the chromosomes. It might be objected, that though the daughter chromosomes become elongated and constricted in the metakinesis, nevertheless, by the tension of the mantle fibres, when the two centrosomes are situated at right angles to the original spindle, the chromosomes subsequently become elongated in the opposite (transverse) direction, so that their ultimate transverse constrictions, though perpendicular to their longitudinal axes, would correspond morphologically to longitudinal constrictions. This objection, however, is met by the facts found: the early appearance of the constrictions in numerous cases, and the subsequent gradual torsion of the chromosomes through an angle of 90° . I carefully examined this point, since I expected to find that the 2nd spermatocytic division would be equational; but all appearances show that the process is as I have described it (Figs. 190—201, 203—206, in all of which the chromosomes have been accurately drawn with the camera lucida).

The 1st spermatocytic division is thus a transverse (reduction) division, and so is the 2nd. Each 2nd spermatocyte receives 7 daughter chromosomes, this number being found in all cases when the chromosomal plate is viewed from the pole of the original spindle (Figs. 207—212). In a few cases, so few that they must be considered abnormal, a whole undivided chromosome passes into a 2nd spermatocyte, but I have met with only two or three such cases. HENKING found in *Pyrrhocoris* ('90b), and later ('92) in some other cases, that the 2nd spermatocytes receive an unequal number of

chromosomes, i. e. that one of them may frequently if not usually receive a whole undivided chromosome; either *Pyrrhocoris* shows a marked peculiarity in this respect, or else HENKING had mistaken either a yolk globule or a chromatin nucleolus for an undivided chromosome. It is only by the use of double stains that yolk globules (*Yk. Gl* Fig. 202), which persist in many cells up to the formation of the spermatid, may be easily distinguished from the chromosomes. Each 2nd spermatocyte appears as a rule, if not always, to receive a half of the original chromatin nucleolus (*n. 2* Figs. 207—212), other fragments of this element persist still in some cells. Fig. 206 presents a case where the division of the chromatin nucleolus lagged behind that of the chromosomes.

In the completed dyaster of the 1st spermatocytic division occurs the separation of the daughter cells, i. e. the 2nd spermatocytes (Figs. 201, 202, 206). The original mother cell is biscuit-shaped, due to a constriction of the cell body which is equally deep on all portions of the equator of the cell. This constriction cuts as deeply as the bundle of connective fibres (*Cn. F* Figs. 201, 202, 206) of the previous metakinesis, but a certain period of time appears to elapse before it cuts through this portion also. At this stage we find the tertiary central spindle (*c.sp. 3* Figs. 201, 202) at right angles to the original (secondary) central spindle (*c.sp. 2*), and the chromosomes lying in a mass near its equator, connected by mantle fibres with the centrosomes. The pole rays are now feebly developed. The original connective fibres still persist, and connect the chromosomes of the one cell with those of the other. The remnant of the secondary central spindle (*c.sp. 2* Figs. 201, 202) still connects one centrosome of one cell with one of the other; in certain cells it seemed that this secondary spindle had become divided into two, at the time of separation of the centrosomes (in the metakinesis). The idiozome substance (*Id. Z*) forms a cylindrical sheath around the connective fibres, the sheath being thickest near the chromosomes. The two 2nd spermatocytes now completely separate, and at the point of separation the connective fibres and secondary central spindle form for a time a bridge between the two cells. Thickenings at the equator of the fibres were found in only a few cases (Fig. 202), though they are regularly present in the 2nd spermatocytic division.

d) The 2nd spermatocytic division.

As far as I could determine, the centrosomes remain single during this division, though they are now so small that this point could not be satisfactorily settled (Figs. 201—206, 213—219).

This division takes place at right angles to the former one, following the position of the centrosomes. But since the 1st spermatocytic spindle lies in no regular position with regard to the axis of the testicle, the position of the axis of a spindle is no criterion of the stage of division; in *Pyrrhocoris* (HENKING), on the contrary, the spindle does occupy a fixed position at a given generation. The centrosomes always lie close to the cell membrane, and are often in actual contact with it. The 7 chromosomes and the chromatin nucleolus gradually become arranged in the equator of the spindle (Figs. 203—205, 213—216), their axes parallel to the latter, and the plane of their constrictions perpendicular to it. Then follows the metakinesis (Figs. 217—219), with a consequent transverse (reduction) division of all the chromosomes, and apparently in most cases of the chromatin nucleolus, with the result that each daughter cell (spermatid) receives 7 daughter chromosomes and 1 daughter nucleolus. Thus this division is like the preceding. In the dyaster stage, when the spindle has become noticeably elongated, the chromosomes of each spermatid fuse together and so form a dense mass of chromatin, usually in the form of a thickened disc placed perpendicularly to the spindle axis (Figs. 221—224); this disc has the same volume in cells of the large and small generations, though the spermatids of the former are nearly double the size of those of the latter. The pole rays and mantle fibres now disappear, and the cytoplasm commences to arrange itself into the state characteristic for the resting cell. The connective fibres, enveloped by a sheath of idiozome substance (*Id. Z.*), persist still for a considerable time. The cell body has constricted as far as the bundle of these fibres (Figs. 218, 219). When the constriction has gone so far, there appears a thickened granule at the equator of each fibre, so that on longitudinal section of the dyaster these thickenings, being situated close together, present the appearance of a beaded line (Fig. 224); but they do not form a continuous plate. Lastly the spermatids separate in the equator of the connective fibres also (Fig. 222), but whether the line of separation bisects the granules of these fibres could not be determined. The latter appear to be merely thickenings of the fibres of the central spindle or of the connective

fibres, and there is here no ground for supposing that they are derived from the cytoplasm. At the last stage here described (Figs. 222—224), the nuclear membrane has not yet appeared; the chromatin mass lies in a clear cavity, from which even the connective fibres have become separated, and around this space is a zone of idiozome substance.

Without a doubt there are only two reduction divisions, as is proved by the comparative size of the spermatocytes and their contained chromosomes. Between these mitoses there is no trace of a rest stage, the spindle rays still persisting, and the chromosomes retaining their original form. Thus the stages between the 1st and the 2nd spermatocytic monasters represent merely a metakinesis and beginning of a dyaster, and hardly the latter.

D. Summary of the more important observations.

1) The resting spermatogonia are grouped in the form of rosettes, their cell bodies connected at the centre of the rosette. In the cytoplasm, at some distance from the nucleus, lies a spherical idiozome, within which centrosomes could not be found in the resting cell.

2) In the prophase of spermatogonic mitosis, the continuous chromatin thread segments into 14 chromosomes, which are at first elongate, but later assume a nearly spherical form. In the meantime a pair of centrosomes appears in the idiozome, then leaves the idiozome and wanders towards the nucleus; the centrosomes are connected by a central spindle. The central spindle and pole fibres are of cytoplasmic origin, while the mantle fibres are probably to great extent derived from the nuclear linin. The idiozome substance appears to take no part in the formation of spindle fibres, some of it being still present in mitosis. The chromosomes are grouped in a dense plate in the monaster stage, the mantle fibres being attached to each end of each chromosome.

3) In the metakinesis the 14 nearly spherical chromosomes are halved, but it could not be determined with certainty whether this is a longitudinal division. 14 daughter chromosomes pass into each daughter cell (1st spermatocyte), and shortly afterwards the complete separation of these cells takes place. In the metaphase the chromosomes do not fuse together. The connective fibres formed in metakinesis represent each a hollow cylinder of linin, derived from the linin contained in the chromosomes.

4) The anaphase of the 1st spermatocytes may be subdivided into 3 well-marked periods: the early anaphase, the synapsis, and the

postsynapsis. In the first of these the 14 chromosomes elongate and become thread-like, until they have attained a length about equal to the diameter of the nucleus. One of the 14 ceases to elongate at this stage, and from now on acts no longer like the other chromosomes: this becomes the chromatin nucleolus, which from the stage of synapsis on shortens until it acquires a spherical form.

5) The synapsis is characterised by the grouping of the chromosomes near the centre of the nucleus, where they become so closely arranged that individual ones can no longer be distinguished. The chromatin nucleolus shortens and thickens. A true nucleolus first appears closely apposed to the inner surface of the nuclear membrane, so that it is probably of cytoplasmic origin. The idiozome forms a compact mass at one point on the outer surface of the nuclear membrane; in it may be found with great regularity one or two small granules, which are probably centrosomes.

6) In the postsynapsis stage the chromosomes separate from one another, and have the appearance of long, nearly smooth threads; their number varies from 3 to 6 in different nuclei, 3 or 4 being the numbers most usually found. These 3 to 6 chromosomes were probably formed by end-to-end coalescence of the 13 chromosomes of the synapsis; thus in the synapsis occurred a reduction in the number of the chromosomes, but a reduction to less than one-half of the normal number (14). The true nucleolus gradually becomes detached from the nuclear membrane. The chromatin nucleolus gradually becomes spherical, and in some cases divides into two or more portions.

7) The telophase is characterised by the shortening and thickening of the chromosomes, which now have an irregularly monilated appearance. The true nucleolus increases in size and wanders towards the centre of the nucleus. The chromatin nucleolus has become spherical, and is apposed to the nuclear membrane. The idiozome substance commences to disperse over the surface of the nucleus. In this stage and in the postsynapsis large groups of cell syncytia are found, which are characterised by a large quantity of yolk and absence of demarcating cell membranes; these syncytia denote groups of cells which have received an especially abundant nutritive supply; they divide into smaller groups of two or three cells each, before the rest stage, the latter cells developing perfectly normally.

8) There are 6 follicles in the testicle, two of which contain spermatocytes of about double the size of those in the other follicles.

In all follicles the spermatogonia are of the same size. About the stage of synapsis the spermatocytes of the large generation commence to grow in size more rapidly than those of the small, and their larger size is due to greater increase in the amount of the cytoplasm, idiozome substance and nuclear sap; the amount of chromatin is the same in spermatocytes of both generations. In the cells of the large generation the processes of the reduction divisions are exactly the same as in the cells of the small generation, except that in the former the cells are larger.

9) The 1st spermatocytes attain their greatest size in the rest stage: the growth period extends from the synapsis to the rest stage. The chromatin at this period forms an irregular network, in which individual chromosomes cannot be distinguished. The chromatin nucleolus contains a clear, fluid globule, which is probably not a derivative of its own substance; the true nucleolus has attained its greatest dimensions, and is attached to the chromatin reticulum. The idiozome substance has increased in amount, and forms a cap surrounding the nucleus on nearly all sides; centrosomes could be found in it in only a few cases, and then two to each cell.

10) In the prophase of the 1st reduction division the chromatin reticulum shortens, and condenses into from 3 to 6 long loops (dense spirem stage), the number of the loops varying in different cells: at no stage is a continuous spirem thread formed; there are thus as many chromosomes as occurred in the preceding postsynapsis. The 3--6 chromosomes shorten and thicken (loose spirem stage), and as they do so one or more of them (according to their number) segment transversely until the 7 definitive chromosomes are formed. Occasionally the latter are ring-shaped, but even then these rings have usually the value of a single chromosome each. The 7 chromosomes shorten still more (they show marked dimensional differences), and finally, before the nuclear membrane has disappeared, all become dumbbell-shaped, with a transverse constriction; this constriction is often apparent before they have shortened. At no stage in either of the reduction mitoses is there any evidence of a longitudinal splitting of the chromosomes. The chromatin nucleolus has become much smaller, due to a dissolution of a portion of its substance, and is much smaller than any of the chromosomes, but like them it shows a transverse constriction before the disappearance of the nuclear membrane. In the spirem stages two centrosomes appear, connected by a central spindle (primary central spindle); before the centrosomes reach opposite poles

of the nucleus this spindle appears to disappear. When the centrosomes have reached opposite sides of the nucleus, each of them divides into two, but the two halves of each remain connected by a centrodemosmosis. The nuclear membrane is projected outward towards each pair of centrosomes, in the form of a little cone, within which lies a mass of substance probably derived from the true nucleolus. Pole rays are now well developed.

11) The nuclear membrane disappears, and from each pair of centrosomes pass two mantle fibres (probably of nuclear origin) to each chromosome; the chromatin nucleolus still persists, and like the chromosomes has two mantle fibres attached to each of its ends. A secondary central spindle is formed. The 7 chromosomes and the chromatin nucleolus are pulled into the equator of the spindle where they lie with their long axes parallel to the axis of the spindle, and their constrictions transverse to it.

12) In the metakinesis of the 1st spermatocytic division each of the 7 chromosomes and the chromatin nucleolus are transversely halved. The daughter chromosomes wander apart and before they have reached the poles of the spindle become first elongated, and then transversely constricted. The two centrosomes of each pair diverge from one another, in a line perpendicular to the axis of the original spindle, a tertiary central spindle (not formed from the secondary one) appearing between them. By the separation of the two centrosomes of a pair the mantle fibres become disassociated in such a way, that in the dyaster stage only one fibre is attached to each end of each chromosome. There is no trace of a rest stage between this and the succeeding division.

13) In the 2nd (and last) spermatocytic mitosis the 7 chromosomes and the chromatin nucleolus become arranged with their transverse constrictions perpendicular to the axis of the spindle, so that the 2nd division, like the first, results in a transverse division of each of the chromosomes and of the chromatin nucleolus. In the succeeding dyaster stage the chromosomes fuse and form a solid plate of chromatin, around which a ring of idiozome substance is grouped. The bundle of connective fibres persists for a long time in the cytoplasm.

In conclusion, attention may be drawn to certain peculiarities in the spermatogenesis of *Pentatoma*.

There are 14 chromosomes in the spermatogonia. In the synapsis of the 1st spermatocytes one of these becomes differentiated into the

chromatin nucleolus. The remaining 13 lie densely grouped in the synapsis, and in the postsynapsis, when they separate from one another, from 3 to 6 chromosomes can be counted, the number varying in different cells. In the rest stage the number cannot be determined. In the succeeding dense spirem from 3 to 6 chromosomes again appear, but shortly afterwards one or more of these chromosomes divide transversely until the definitive number of chromosomes is produced, namely 7. Thus the number of the chromosomes is reduced to less than one half during the synapsis; whereas in other objects thus far investigated it would appear that in the synapsis the number of chromosomes is reduced exactly one half. Since less than one-half result from the synapsis, and the number being a variable one (3—6) we note the remarkable accommodation of these 3—6 chromosomes in the prophase of the 1st reduction division, only so many of them segmenting transversely as to produce in all cases exactly 7 chromosomes, i. e. exactly half the normal number.

One of the original 14 chromosomes of the anaphase of the spermatocytes becomes differentiated into a peculiar structure, which has been termed a chromatin nucleolus; no such differentiation of a chromosome has heretofore been described. This appears like a nucleolus in the resting cell, but in the reduction mitoses divides exactly like the true chromosomes. It is of the utmost importance to determine what becomes of this structure in the spermatids: and also, whether there is a corresponding differentiation of a chromosome in the ovogenesis. It is very probable that a similar production of a chromatin nucleolus will be found in other objects, if they be carefully examined in regard to this point. Until further comparative studies have been made, it would be premature to discuss the function of this structure.

Another peculiarity of *Pentatoma* is that there may be distinguished, from the synapsis stage on, two generations of spermatocytes, termed here the large and the small; the former differ from the latter, as far as could be determined, merely in having a greater amount of idiozome substance, cytoplasm and nuclear sap. Though the former cells have nearly double the volume of the latter, the amount of chromatin is the same in both, and the development of both is the same. These cells of the large generation cannot be compared with the cells which produce the worm-shaped spermatozoa in *Paludina*, since the number of generations in them and in the small generation appears to be the same.

The observations furnish no strict proof of the permanence of the centrosomes. They are not to be seen in the resting spermatogonia, but are found in the prophases of mitosis in the idiozome, out of which they subsequently pass. In the anaphase of the 1st spermatocytes one or two small granules of equal size are seen with such regularity in the idiozome, that they must be considered centrosomes; their duplicity would show that the centrosome divides in the anaphase, or in the metaphase of the last division of the spermatogonia. In the resting spermatocytes it is difficult to find them, owing to the granular structure of the idiozome substance. In the prophase of the 1st reduction division the two centrosomes wander to opposite sides of the nucleus, when each immediately divides into two, — a case of very early division.

In the spermatogonic divisions the primary central spindle persists during the mitosis: but in the reduction divisions three successive central spindles are produced, apparently without genetic connection with one another.

The idiozome takes apparently no part in the formation of spindle fibres. Since it increases in amount especially in the growth period of the spermatocytes, and is more voluminous in cells of the large generation, it might represent some metabolic substance connected with process of nutrition; but if this were the case, since the centrosomes lie within it, the latter might be considered to be agents in the process of nutrition, as well as being the chief mechanical centres in mitosis.

III.

General considerations.

Nearly every contribution dealing with spermatogenesis or oogenesis discusses also the theoretical interpretation of the phenomena observed, and in not a few cases the speculations occupy as many pages as do the observations. On account of this already crowded state of the theoretical market, I have hesitated to publish my own theoretical conclusions, being fully convinced that the few morphological facts which we have do not warrant the building of a theoretical superstructure. But I wish to lay emphasis on the question — what is a chromosome? Should every separate chromatin element be termed a chromosome, or only an element of a particular mode of formation?

The two reduction divisions cannot be taken as the starting point

in this inquiry, for two reasons: 1) because in them occur the phenomena to be explained; and 2) because in them frequently, if not always, are found marked deviations from normal (more primitive) mitosis. The more important of these deviations are: the occurrence of two mitoses without an intervening rest stage, or with only the commencement (anaphase) of a rest stage; the frequent number of half of the normal number of chromatin elements in the prophase of the 1st reduction division; and the precocious segmentation or splitting of the chromatin elements, which in normal mitoses typically takes place at metakinesis. Minor differences may also be noted: thus the chromatin elements of the reduction divisions have frequently a form different from those in the other mitoses of the body. Then, in oögenesis (the mitoses of which are in many respects more atypical than those of spermatogenesis), we frequently find the absence of pole fibres (and centrosomes?) in the reduction spindles: they may be absent in both spindles (*Ascaris*), or may be present in the first and absent in the second (as I have found in the guinea pig); and in oögenesis also may be noted the inequality in the size of the cells produced by the reduction divisions. With these facts in mind, it seems very justifiable to conclude, that in most cases the reduction mitoses appear secondarily modified, a view which seems to be generally held, though not universally.

What must be taken as representing more primitive mitoses, and hence as the starting point for the solution of our question, are the divisions of the spermatogonia and oögonia and of the adult tissue cells. I emphasize the limitation "adult" for the latter, since there is at least one good case known (*Ascaris*) where the number and form of the chromatin elements in the cleavage cells (from about the 4-cell stage on) is very different from that found in cells of more mature tissues. These strange relations were discovered for *Ascaris* by BOVERI ('87, '92 a, '92 b), and subsequently corroborated by HERLA ('93), MEYER, ZOJA ('96) and ZUR STRASSEN. In the cleavage cells a large number of chromosomes occur, some 60 or more; and in mitosis there is a successive discharge of them out of the equatorial plate. What the significance of these phenomena is, has not yet been fully determined, though the study of them bids fair to promise as much interest as the investigation of the reduction divisions themselves. The early embryonic mitoses — in *Ascaris* at least — cannot be considered primitive, the loss of chromatin being a phenomenon which does not take place in ordinary cell division.

Hence, we must take as the representative of relatively normal (primitive) mitoses the adult tissue cells, the spermatogonia and ovogonia. We must see how the term chromosome is applied in these cases, and then apply this definition to the chromatin elements of the reduction divisions, in order to determine the value of the latter.

In adult tissue cells, spermatogonia and ovogonia, a chromosome, as the term is generally used, there may be resolved into the following definition. A chromosome is each separate chromatin element (chromatin microsomes imbedded in, or sheathed by, linin) formed in the prophase of mitosis by transverse segmentation of the spirem thread, or which, in those cases where a continuous spirem is not formed, segregates as a separate element from the chromatin reticulum of the resting cell; the halving of each chromosome in metakinesis results in the formation of two daughter elements, each of which has the value of a chromosome only in the daughter cell in which it comes to lie, — that is to say, metakinesis doubles the number of chromosomes. In cases where division of the chromatin of a chromosome occurs before metakinesis (precocious division), and the two portions still remain connected together by a portion of the original linin matrix or sheath, each portion of a chromosome so produced has the value of only half a chromosome until it becomes separated from the other half in metakinesis, by the rupture of the linin connection, when each half acquires the value of a whole chromosome. The chromosome must be ascribed an actual value (in relation to the cell generation in which it occurs) irrespective of any prospective or retrospective value: its prospective or retrospective valence does not modify its actual morphological valence, for if it be assumed that it does (as is held by some), then the chromosomes of the spermatozoon or ovum, if we carry this assumption to its logical conclusion, must have a valence nearly equal to infinity.

This definition of the chromosome is the generally held idea of the chromatin elements in the more normal (primitive) mitoses. Some writers use chromosome in the same sense in the reduction divisions also; but all writers do not, and this is how the discrepancy has arisen in the terminology of the chromatin elements in the reduction divisions. As long as it is assumed that the definition of the term chromosome must remain purely arbitrary, no agreement can be reached in the estimation of the value of these divisions. The definition given by me above is not purely arbitrary: it is the accepted definition of a chromosome in the more normal (primitive) mitoses, and to be logical we are bound to use the term chromosome in the same way for the

chromatin elements of secondarily modified reduction divisions. We may now apply this definition to those cases of reduction divisions which have been more fully and accurately described, i. e. to those cases, where the sexual products have been followed continuously from the spermatogonia (or ovogonia) to the spermatid (or ovum). And since in general there is a marked correspondence between the processes of ovogenesis and spermatogenesis (first shown by HENKING, '90, and HERTWIG, '90, independently of one another), these two processes may be considered together. The following objects have been relatively accurately described, and may be treated in succession: *Ascaris*, Copepoda (*Cyclops*, *Diaptomus*, *Heterocope*, *Euchaeta*, *Canthocamptus*, *Calanus*, *Eucalanus*, *Pleuromma*, *Anomalocera*), *Salamandra*, Selachii, *Caloptenus*, *Gryllotalpa*, *Lumbricus*, *Ophryotrocha*, *Pyrrhocoris* and *Pentatoma*. The following seem to have been not sufficiently well described, but may be referred to subsequently: *Allolobophora* (FOOT), *Styelopsis* (JULIN), *Pygaera* and *Sphinx* (PLATNER), *Bombyx* (TOYAMA), *Diaptomus* (ISHIKAWA), and *Mantis* (GIARDINA).

Ascaris megaloccephala bivalens. In the prophase of the first reduction division there is but one transverse segmentation of the spirem thread, and each of the portions then undergoes two longitudinal constrictions (HERTWIG, '90, BRAUER, '93b, SABASCHNIKOFF, '97). Thus, there being division of the spirem thread into only two parts, there occur here two quadripartite chromosomes (BOVERI, '92a, BRAUER), and not 8 unipartite chromosomes (HERTWIG).

In Copepoda (HÄCKER, '95, which contains a summary of his preceding observations; RÜCKERT, '94, VOM RATH, '95) the spirem thread breaks into half the normal number of chromosomes, each of which undergoes one longitudinal and one transverse constriction in the prophase. According to our definition, then, there are here half the normal number of chromosomes, and each of them is quadripartite.

In *Salamandra* (MEVES, '96) the chromosomes appear in half the normal number in the 1st spermatocyte, and only in the heterotypic generation is there a splitting of the chromosomes before metakinesis.

In Selachii (MOORE, '95) the number and formation of the chromosomes is essentially the same as in *Salamandra*.

In *Caloptenus* (WILCOX, '94—'97) the normal number of chromosomes is 12. The spirem thread of the 1st spermatocyte breaks up into 12 segments, and according to my definition there must be accordingly 12 chromosomes present. Each one of these chromosomes is described as dividing into two, but since the two halves remain connected together by linin

threads, as is stated and figured, each of them can have only the value of half a chromosome, and hence there is no doubling of the normal number of chromosomes, as WILCOX assumes. This is a case where the morphological value to be ascribed to a chromosome must remain a matter of individual opinion, unless we start with a fixed definition for the term chromosome. WILSON ('96) also concluded there must be only 12 chromosomes in the 1st spermatocyte of *Caloptenus*, but reached his conclusion by throwing doubt upon the accuracy of WILCOX's observations as to the absence of any longitudinal splitting of the chromosomes, which objection has been shown by WILCOX to be baseless. The 12 dumbbell-shaped chromosomes apply themselves together in pairs, and so are formed 6 pairs of chromosomes (not 6 groups of 4 chromosomes each, as assumed by WILCOX). For let us compare the chromosomes in *Caloptenus* with those in *Pentatoma*. In the latter occur in the spermatocytes of the first order 7 dumbbell-shaped chromosomes (half the normal number); in these we find a segregation of the chromatin at two poles, though, as a rule, without a line of interruption between the two masses of chromatin. But sometimes in *Pentatoma* the segregation of the chromatin in a chromosome may proceed so far, before the nuclear membrane has disappeared, that the chromosome is formed of two masses of chromatin connected together only by a narrow bridge of linin. This then would have some resemblance to the dumbbell-shaped chromosomes of *Caloptenus*; but in both forms the dumbbell-shaped element had the same mode of origin, and hence must be still considered a single chromosome, since the connecting bridge of lining does not become broken until metakinesis. My standpoint of the value of the dumbbell-shaped elements in *Caloptenus* is upheld by the observation of WILCOX in regard to the second, less frequent mode of origin of them, in which the spirem breaks into 12 chromosomes, which do not show transverse constrictions until they have become arranged in pairs. Thus, according to my definition of a chromosome, the normal number of chromosomes appears in the 1st spermatocytes of *Caloptenus*.

Now WILCOX finds that every two such dumbbell-shaped elements associate together so as to form a closed ring, by the apposition of the two ends of the chromosomes of a pair; thus each ring represents 4 small, spherical masses of chromatin connected together so as to form a ring or square. Now since he regards each ring as equivalent to 4 chromosomes, he considers that the spermatocytic divisions have the value of transverse divisions of the chromosomes, and that each

ring becomes therefore divided transversely twice. This, however, cannot be the case if each ring has the value of only 2 chromosomes, as I have tried to show above. On the contrary, the two divisions of the rings must be either, in the first division, a transverse division of the two chromosomes of a ring, and in the second mere separation of the remaining portions; or the first division must result in separating the two chromosomes of a ring from one another, and the second result in the transverse division of the remaining chromosomes. From the figures given by WILCOX it is practically impossible to determine which of these modes occurs. But in neither case is there a possibility of an equational division, and in both cases there must be, if my definition of a chromosome be correct, one transverse division of the chromosomes, and one elimination division (*vide infra*). Whichever way we regard it, our definition shows that the rings have the value of only 2 chromosomes each.

In *Grylotalpa* (VOM RATH, '91, '92, '95) the continuous spirem thread is described as splitting longitudinally for its entire length, and then dividing transversely into 6 segments; the normal number of chromosomes is 12, and hence our definition shows that there is one half the normal number of chromosomes in the 1st spermatocytes. Each of these 6 chromosomes becomes a ring in a manner which has not been very clearly described by VOM RATH, though his later paper ('95, in which the fig. 6 is of prime importance) would seem to show that each of the 6 rings is produced by the opening up of the longitudinal split, the ends of the chromosome then remaining in contact with one another, which is followed by a transverse division of the ring. Each ring is, however, equivalent to one bivalent chromosome, not to 4 chromosomes as assumed by VOM RATH, since it was produced in the first place from one segment of the spirem, and the 4 parts of the ring remain up to metaphase connected by linin. VOM RATH ('95) has described in other cases (e. g. *Euchaeta*) that the 4 portions of a tetrad are not connected by linin, which he regards as a proof of his opinion of the value of each portion of a ring as a whole chromosome. But some linin connection must nevertheless be present, even if not demonstrable, since otherwise it could not be explained how the 4 parts of a ring always keep close together. Here may be cited a criticism on the part of HENKING ('92) of HERTWIG's assumption that each separate chromatin element in the reductions divisions of *Ascaris* has the value of a chromosome: "Es ist nämlich . . . immer beobachtet worden, dass die beiden Theilstücke der anfangs

eingeschnürten, dann wohl durchgetrennten Chromosomen sich immer streng paarweise zusammenhalten. Da ausserdem alle Uebergänge vorhanden sind, von nur schwach eingedrückten bis zu ganz durchgeschnürten Chromosomen, bei diesen letztern aber der Zusammenhang der Hälften durch Lininsubstanz nachgewiesen werden konnte (Eier von *Pyrrhocoris*), oder wo das nicht gelang, das paarweise sich Zusammenhalten und Zusammenmarschiren einen Zusammenhang dennoch erschliessen liess (*Ascaris*), so sehe ich mich aus allen diesen Gründen genöthigt, derartig abgetrennte Stücke ursprünglich einheitlicher Chromosomen nicht für selbständig zu halten, sondern die Paare als Einzellelemente aufzufassen. Es ist demnach ganz gleichgültig, ob ein solches Einzelement in zwei oder vier oder noch mehr Stücke zerfallen ist." This opinion of HENKING's has my full assent. The portions of a ring do not acquire the value of chromosomes until they become separated in metakinesis.

In *Lumbricus* (CALKINS, '95) there are 32 chromosomes in the spermatogonia. In the 1st spermatocytic prophase the continuous spirem splits longitudinally, and then segments into 32 pieces. These, as CALKINS regards them, are true chromosomes, and thus the normal number of chromosomes appears in the 1st spermatocytes. "The thirty-two double chromosomes unite two by two, and are finally arranged in sixteen quadruple groups". During the 1st division these are halved, "sixteen double chromosomes going to each daughter cell. Whether this is a reducing division in the WEISMANN sense cannot be ascertained."

In *Ophryotrocha* (KORSCHOLT, '95) the number of the chromosomes in the adult somatic cells and in the ovogonia is 4, in the cleavage cells 4 or 8. The continuous spirem of the 1st ovocyte segments into 4 long chromosomes, so that the normal number is present in these cells; the chromosomes shorten and each splits longitudinally. The 4 chromosomes shorten still more, and their longitudinal split disappears. In the 1st division 2 chromosomes pass undivided into the 1st pole body, 2 remain in the egg, so that this is a true reduction division. The 2 left in the egg split longitudinally into 4 chromosomes (this being a reappearance of the earlier split), so that 4 chromosomes lie in the equator of the 2nd spindle. In the ensuing metakinesis 2 chromosomes pass into the 2nd pole body, 2 remain in the ovum; it could not be determined whether this is a reduction or equation division.

In *Pyrrhocoris* (HENKING, '90, '92) the normal number of chromo-

somes is 24. In the 1st spermatocyte appear first a number of rings, which subsequently, by change of form, become with more or less regularity 12 dumbbell-shaped chromosomes. Whether each sphere of a dumbbell-shaped element represents one segment of the spirem thread, is not to be clearly deduced either from the description or the figures. "Wir haben also in der Aequatorialplatte 24 Kugeln, eine Zahl, welche ja bereits in den Aequatorialplatten der Ursamenzellen vorhanden war. Bei den letztern waren jedoch alle 24 Körperchen vom Pol aus gleichzeitig zu sehen. Bei den Spermatocyten dagegen sieht man vom Pol aus nur 12 Körperchen, indem die andern 12 hinter die erstern getreten sind. . . . Ich fasse also die hantelförmigen Stäbchen, als welche man ja die Chromatinelemente betrachten könnte, . . . als zwei Einheiten." In one abnormal case 24 separate chromosomes could be seen from the pole of the spindle. Thus the total number of spherical elements is 24, but *Pyrrhocoris* seems to be unique in that while some of these elements occur in pairs or threes in the spermatocytes, others occur singly, and in the equatorial plate they are always arranged in pairs, with the result that the elements which were single at the start must have arranged themselves later into pairs. From HENKING's observations it may be concluded that 24 chromosomes (the normal number) appear in the 1st spermatocyte, but that these become grouped into 12 pairs in the 1st monaster. The 1st division results in the separation of the 2 chromosomes of each pair, and hence is a reduction division; in the 2nd division each chromosome divides into two, though it could not be determined whether this be a transverse or a reduction division. The pairs of chromosomes in the equatorial plate of the 1st spermatocyte have the dumbbell-shape characteristic of those chromosomes of *Pentatoma*; but in *Pyrrhocoris* some of these pairs are formed by the union of separate chromosomes. Perhaps those spherical chromatin elements in the pro-phases of division, which appear single, are really connected together by a linin thread, like the two halves of each dumbbell-shaped chromosome in *Caloptenus* (WILCOX); if this were so, and each such pair of single elements represented one segment of the spirem thread, then each dumbbell-shaped element in *Pyrrhocoris* would be equal to one chromosome, as in *Pentatoma*. But unfortunately the number of segments into which the spirem divides was not ascertained, there being no figures showing intermediate stages between Fig. 16 (a resting cell) and Figs. 17 and 18 (where rings are already present). HENKING is quite correct as to the valence of each dumbbell-shaped element, but

whether each represents morphologically one segment or two segments of the spirem thread, remains to be ascertained; on this point depends the question as to whether the chromosomes appear in the normal number or half this number in the spermatocytes.

In *Pentatoma* I have shown that half the normal number of chromosomes appears in the 1st spermatocytes, and that in the reduction divisions each chromosome becomes transversely divided.

Finally, a word as to the doubtful cases spoken of above. In *Allolobophora* (FOOT, '94) only a few lines are given on the mode of reduction of the chromatin, which do not serve to explain the process in any way. In *Styelopsis* (JULIN, '93) such different modes of reduction have been described for the ovogenesis and spermatogenesis, that further corroboration of the description must be awaited. ISHIKAWA'S observations ('91) on *Diaptomus* are so different from those of HÄCKER, VOM RATH and RÜCKERT on Copepoda, that it would seem that they contained some error of observation. I have not seen TOYAMA'S ('94b) full paper, and so cannot pass any judgment upon his observations. PLATNER'S ('86) observations, if they be correct, present a very remarkable case of chromosomal division: the 30 chromosomes of *Sphinx* and *Pygaera*, in the prophase of the 1st spermatocytic division, are dumbbell-shaped, and become arranged in the monaster with their long axes parallel to the spindle; but the metaphase does not divide the chromosomes transversely, but longitudinally, i. e. there is a lateral division of the chromosomes — a mode of division which has not again been found in any case. I am inclined to think on this account that there must have been some error of observation in this case; thus his fig. 15, supposed to be the metaphase of the 1st division by PLATNER, might be the monaster of the 2nd division, in which case a longitudinal division of the chromosomes had not been seen at all; and the early appearance of the transverse constrictions on the chromosomes, would lead to the conclusion that at least one transverse constriction must occur in these cells.

The recent observations of GIARDINA ('97) on *Mantis* are somewhat difficult to understand, and as no figures are given, it will be necessary to await his fuller communication.

The examination of the preceding cases suffices to show, that if the term chromosome be used in the sense in which it is generally applied in more primitive mitoses, — and it must logically be used in this sense, there is possibility for greater agreement in the estimation of the value of the reduction processes. The following con-

clusions are justified in applying our definition of chromosome to the chromatin elements of the reduction divisions, in those cases which have been most thoroughly described (*Ascaris*, Copepoda, *Caloptenus*, *Gryllotalpa*, *Lumbricus*, *Ophryotrocha*, *Salamandra*, Selachii, *Pyrrhocoris* and *Pentatoma*). In most cases the number of chromosomes in the 1st division is half the normal number (*Ascaris*, Copepoda, *Gryllotalpa*, *Salamandra*, Selachii, *Pentatoma*). In the remaining cases the number of chromosomes in the 1st division is the same as the normal number (*Caloptenus*, *Lumbricus*, *Ophryotrocha* and, according to HENKING, *Pyrrhocoris*). There would appear to be no cases where double the normal number of chromosomes appears in the 1st division: the only case which would seem at first sight to come under this category being *Caloptenus*, which must be relegated to the preceding one. That is to say, if we apply our definition of a chromosome to the reduction divisions, there has as yet been made known no undoubted case of a doubling of the chromosomes, and those who have assumed such a doubling (as WEISMANN and some of his followers), have reached this conclusion by applying an unusual definition to the idea chromosome.

Two modes of chromosome division are distinguished, the equation and the reduction, as first applied by WEISMANN. The equation division is a longitudinal division of a chromosome, and is supposed to separate from one another ids of equal value. Two kinds of reduction divisions are distinguished, both of which are supposed to result in the separation of unlike ids from one another: it may be a transverse division of the chromosome (which may be termed reduction in the sense of RÜCKERT); or the reduction division may consist in the separation of whole chromosomes from one another (reduction in the sense of WEISMANN, for which the term "elimination" might be substituted).

I am inclined to think that the mode of division of the chromosomes may be in some way, by a hitherto unexplained law, a function of their form. It would appear that thin, ribbon-shaped chromosomes, like those of *Salamandra* in the reduction divisions are more apt to be longitudinally split; and that thicker chromosomes, of a massive or spherical shape, more frequently divide transversely. In any case, it is only in a very thin chromosome, formed of a single layer of microsomes (WEISMANN's ids), that by a longitudinal division each microsome becomes halved. While by transverse division of any chromosome, or by longitudinal division of those which are formed of a thick mass of microsomes, one or only a few of the microsomes (and then

those lying in the exact plane of division), would become divided. Thus it would seem that the division of the whole chromosome, i. e. of the mass of chromatin and linin, is the important process, division of the individual microsomes occurring or not occurring, depending upon the form of the chromosome. Thus supposing PLATNER's observations on *Sphinx* and *Pygaera* are correct, the longitudinal division of such thick chromosomes would not result in dividing the microsomes, or at the most, it would result in dividing simply those few microsomes which lie in the plane of division. If it can be proved that the mode of division of a chromosome, i. e. the axis of the line of division, is merely a function of the chromosome, then it would be of no theoretical value whether the division be longitudinal (equation) or transverse (reduction). But it happens that this postulated difference forms one of the main premises of WEISMANN's theoretical superstructure. On account of the differences observed in different objects, in regard to the modes of division of the chromosomes, it would appear that these differences have no particular theoretical value, but that the halving of the mass of chromatin is the process of importance, the standpoint taken by HERTWIG.

In the two reduction divisions, the chromosomes may split by two longitudinal divisions, by two transverse divisions, by one longitudinal and one transverse division, or by one division (longitudinal or transverse) preceded or followed by an elimination division. The facts show clearly that there is no general uniformity in the mode of division of the chromosomes in the reduction mitoses. The long line of observations on different objects show this to be the case, and demonstrates that the expected uniformity does not occur. I am convinced of the occurrence of the two longitudinal divisions in *Salamandra*, having observed essentially the same phenomena in the American genus *Platodon*; but I have also found that two transverse divisions occur in *Pentatoma*, as I trust the observations given in this paper prove. The essential agreement of the observations of HÄCKER, VOM RATH and RÜCKERT on Copepoda show that in these objects a longitudinal is followed by a transverse division. The facts as they exist in the different objects examined, may be tabulated as follows:

A. The chromosomes appear in the reduced number in the 1st spermatocytes (or oocytes).

- | | |
|--|--|
| 1) 2 longitudinal divisions | <i>Salamandra</i> , Selachii, <i>Ascaris</i> |
| 2) 1 longitudinal, 1 equation division | Copepoda, <i>Gryllotalpa</i> |
| 3) 2 transverse divisions | <i>Pentatoma</i> |

B. The chromosomes appear in the normal number in the 1st spermatocytes (or ovocytes).

- | | |
|--|---------------------|
| 1) 1 elimination division, followed by transverse (?) or longitudinal (?) division | <i>Ophryotrocha</i> |
| ? 2) 1 elimination, 1 longitudinal division | <i>Pyrrhocoris</i> |
| 3) 1 elimination, 1 transverse division (what is their sequence?) | <i>Caloptenus</i> |
| 4) 1 division, 1 elimination | <i>Lumbricus</i> |

A chromosome, as we have defined it, is a particular, separate chromatin element: its prospective or retrospective value should not be considered as modifying its definition as a special morphological unit; the valence is something different from the actual value. In determining the valences of the chromosomes of the reduction divisions, we must again start with the chromosomes of the adult tissue cells, the spermatogonia and ovogonia, which are granted generally to be univalent. The spermatid and ovum cannot be taken as the starting point, since it is in them that we have to determine the valence of the chromatin elements. The chromosomes of the 1st reduction division are univalent, when they occur in the normal number; bivalent, when they appear in half the normal number. If a case should be demonstrated where chromosomes appear in double the normal number in the 1st reduction division, such chromosomes would necessarily be semivalent. Applying these deductions to a particular case, e. g. *Pentatoma*, we find the following valences for the different generations of cells:

Spermatogonium	14 univalent chromosomes
1st spermatocyte	7 bivalent "
2nd spermatocyte	7 univalent "
spermatid	7 semivalent "

Or in *Caloptenus* (my interpretation of the elements):

Spermatogonium	12 univalent chromosomes
1st spermatocyte	12 " "
2nd spermatocyte	6 " "
spermatid	6 semivalent "

or:

1st spermatocyte	12 univalent chromosomes
2nd spermatocyte	12 semivalent "
spermatid	6 " "

Or in *Ophryotrocha*:

Ovogonium	4 univalent chromosomes
1st ovocyte	4 " "

2nd ovocyte	2 semivalent chromosomes which
	split into 4 semivalent "
ovum	2 " "

In these cases, as in all others, we find that besides the already recognized reduction in the mass and number of the chromosomes, the chromosomes of the ovum and spermatid are semivalent on comparison with those of the ovogonia and spermatogonia. But it would follow from this, that in fecondation each chromosome, those derived from the male as well as those from the female, are semivalent, and hence that the valence of the chromosomes of the 1st cleavage spindle would be only half of that of those of the spermatogonia or ovogonia. This apparent discrepancy is bridged over by the consideration of the phenomena during the growth period of the ovocytes and spermatocytes: during this period the amount of the chromatin is at least doubled. If anyone thinks that this statement rests on theoretical deduction alone, let him compare the volume of the chromosomes in the spermatogonia of *Pentatoma* with the volume of them in the 1st spermatocytes: in this object the amount of the chromatin seems to be more than doubled. It follows then, that though the chromosomes of the ovum and spermatid are semivalent on comparison with those of the ovogonia and spermatogonia, they are nevertheless potentially univalent, owing to the increase of the chromatin in the growth period. It is of course generally assumed that the chromosomes of the 1st cleavage spindle are univalent, but this conclusion has heretofore (by most writers at least) been reached from a different line of reasoning.

Wistar Institute of Anatomy and Biology,
University of Pennsylvania, Philadelphia, U. S. A.,
2nd April, 1898.

Literature List.

- '96. AUERBACH, A., Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*, in: Jena. Z. Naturw., V. 30.
- '83. BENEDEN, E. VAN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, Gand.
- '87 a. BOVERI, T., Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala*, in: Anat. Anz.
- '87 b. — Zellen-Studien, Heft 1, Jena.
- '88. — Zellen-Studien, Heft 2.
- '92 a. — Befruchtung, in: BONNET u. MERKEL, Ergebn. d. Anat. u. Entw.
- '92 b. — Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München.
- '93. BRAUER, A., Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikr. Anat., V. 42.
- '71 a. BÜTSCHLI, O., Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen, in: Z. wiss. Zool., V. 21.
- '71 b. — Nähere Mittheilung über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insecten, *ibid.*
- '95. CALKINS, G. W., The spermatogenesis of *Lumbricus*, in: Journ. Morph., V. 11.
- '85. CARNOY, La cytodierèse chez les Arthropodes, in: La Cellule, V. 1.
- '94. CHOLODKOVSKY, N., Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insecten, in: Zool. Anz., V. 17.
- '94. DRÜNER, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung, in: Jena. Z. Naturw.
- '96 a. ERLANGER, R. v., Spermatogenetische Fragen. 1. Die VERNON'sche Zelle, in: Zool. Ctrbl., V. 3.

- '96 b. ERLANGER, R. v., Ueber den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insecten, in: Zool. Anz., V. 19.
- '97 a. — Spermatogenetische Fragen. 3. Ueber Spindelreste und den echten Nebenkern in den Hodenzellen, in: Zool. Ctrbl., V. 4.
- '97 b. — Idem. 4. Ueber die sogenannte Sphäre in den männlichen Geschlechtszellen, *ibid.*
- '97 c. — Idem. 5. Ueber die Chromatinreduction in der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen, *ibid.*
- '94. FOOT, K., Preliminary note on the maturation and fertilization of the egg of *Allolobophora foetida*, in: Journ. Morph., V. 9.
- '98. GIARDINA, A., Primi stadi embrionali della "Mantis religiosa". Nota preventiva, in: Monitore zool. ital., V. 8.
- '85. GILSON, Étude comparée de spermatogénèse chez les Arthropodes, in: La Cellule, V. 1.
- '95. HACKER, V., Die Vorstadien der Eireifung. (Zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen.) In: Arch. mikr. Anat., V. 45.
- '94. HEIDENHAIN, M., Neue Untersuchungen über die Centrankörper etc., *ibid.*, V. 43.
- '90 a. HENKING, H., Ueber Reductionstheilung der Chromosomen in den Samenzellen von Insecten, in: Internat. Monatsschr. Anat. Phys., V. 7.
- '90 b. — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. 2. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* M., in: Z. wiss. Zool., V. 51.
- '92. — Idem. 3. Specielles und Allgemeines, *ibid.*, V. 54.
- '93. HERLA, V., Étude des variations de la mitose chez l'*Ascaride mégalocéphale*, in: Arch. Biol., V. 13.
- '90. HERTWIG, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen, in: Arch. mikr. Anat., V. 36.
- '91. ISCHIKAWA, Studies of reproductive elements. Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Diaptomus* sp., in: J. Coll. Sc. imp. Univ. Japan, V. 5.
- '93. JULIN, C., Structure et développement des glandes sexuelles, ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Styelopsis grossularia*, in: Bull. sc. France Belg., V. 25.
- '95. KORSCHIELT, E., Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Z. wiss. Zool., V. 60.
- '96. LAUTERBORN, R., Untersuchungen über Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen, Leipzig.
- '76. MAYZEL, Recherches sur le mode de division du noyau (Polish), *Gazeta lekarska*, 27.
- '81. — Sur la division du noyau des *Liparis* et autres sphingidés, in: Publ. Soc. Méd. et Nat. polonais, Cracovie.
- '96. MEVES, F., Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, in: Arch. mikr. Anat., V. 48.
- '97. — Zelltheilung, in: MERKEL u. BONNET, *Ergebn. d. Anat. Entw.*

- '95. MEYER, O., Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern, in: Jena. Z. Naturw., V. 29, N. F. V. 22.
- '97. MONTGOMERY, T. H. jr., Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of *Pentatoma*, in: Zool. Anz., No. 546.
- '98. — Cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: J. Morph., V. 15.
- '95. MOORE, J. E. S., On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs, in: Quart. J. micr. Sc., V. 38.
- '98. PAULMIER, F. C., Chromatin reduction in the Hemiptera, in: Anat. Anz., V. 14.
- '86. PLATNER, G., Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung, in: Internat. Monatsschr. Anat. Histol., V. 3.
- '91. RATH, O. VOM, Ueber die reduction der chromatischen Elemente in der Samenbildung von *Gryllotalpa*, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, V. 6.
- '92. — Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* LATR., in: Arch. mikr. Anat., V. 40.
- '95. — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife, *ibid.*, V. 46.
- '94. RÜCKERT, J., Zur Eireifung bei Copepoden, in: BONNET u. MERKEL, Ergebn. d. Anat. Entw., V. 4.
- '97. SABASCHNIKOFF, M., Beiträge zur Kenntniss der Chromatinreduction in der Ovogenese von *Ascaris megalocephala bivalens*, in: Bull. Soc. imp. Natur. Moscou.
- '97. STRASBURGER, Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung, in: Jahrb. wiss. Bot., V. 30.
- '91. TICHOMIROFF, A., Développement du ver-à-soie du murier dans l'oeuf, Lyon.
- '94 a. TOYAMA, K., Preliminary note on the spermatogenesis of *Bombyx mori*, in: Zool. Anz., V. 17.
- '94 b. — On the spermatogenesis of the silk worm, in: Bull. Coll. Agric. imp. Univ. Japan, V. 2.
- '97. LA VALETTE ST. GEORGE VON, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (*Bombyx mori*), in: Arch. mikr. Anat., V. 50.
- '89 a. VERNON, E., Zur Spermatogenesis, in: Zool. Anz., V. 12.
- '89 b. — La spermatogenesi nel *Bombyx mori*, Padova.
- '91. — Zur Beurtheilung der amitotischen Kerntheilung, in: Biol. Ctrbl., V. 11.
- '94. — Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe, in: Z. wiss. Zool., V. 58.
- '96. WAGNER, J., Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese bei den Spinnen, in: Arb. Nat. Ges. St. Petersburg, V. 26.

- '97. WHEELER, W. M., The maturation, fecundation and early cleavage of *Myzostoma glabrum* LEUCKART, in: Arch. Biol., V. 15.
- '94. WILCOX, E. V., Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum*. Preliminary notice, in: Anat. Anz., V. 10.
- '95. — Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Univ., V. 27.
- '96. — Further studies on the spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum*, *ibid.*, V. 29.
- '97. — Chromatic tetrads, in: Anat. Anz., V. 14.
- '96. WILSON, E. B., The cell in development and inheritance, New York.
- '96. ZIMMERMANN, A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Eine kritische Literaturstudie, Jena.
- '96. ZOJA, R., Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikr. Anat., V. 47.
-

Explanation of the Figures.

Plates 1—5.

All the figures, except 225, represent elements of one testicle of *Pentatoma*, which had been fixed in HERMANN'S fluid and stained by HERMANN'S saffranine-gentian violet method. All outlines are drawn with the aid of the camera lucida. With the exception of Figs. 225—227, all are represented under the magnification afforded by a ZEISS microscope, with a tube length of 180 mm, ocular 4, and the homogeneous immersion lens $\frac{1}{12}$, as seen at the height of the microscope stage. In the plates all numbers marked with an asterisk denote cells of the large generation. As far as possible the sequence of the figures shows the sequence of the stages. The following abbreviations have been employed:

<i>c</i> centrosome	<i>Cy. P</i> cytoplasm
<i>c.ds</i> centrosomal centrodesmosis	<i>Id. Z</i> idiozome
<i>Chr</i> chromatin	<i>L</i> linin
<i>Chrs</i> chromosome	<i>M. F</i> mantle fibres
<i>C. Mb</i> cell membrane	<i>n</i> true nucleolus
<i>Cn. F</i> connective fibre	<i>n. 2</i> chromatin nucleolus
<i>Cn. T</i> connective tissue	<i>N. Mb</i> nuclear membrane
<i>c.sp. 1</i> primary central spindle	<i>P. F</i> pole fibres
<i>c.sp. 2</i> secondary " "	<i>Y</i> early yolk substance
<i>c.sp. 3</i> tertiary " "	<i>Yk. Gl</i> mature yolk globules.

Plate 1.

- Fig. 1. Rosette of large spermatogonia in the rest stage.
 Figs. 2—4. Spermatogonia in the rest stage.
 Fig. 5. Rosette of spermatogonia in the early stages of the prophase of mitosis.
 Figs. 6—10. Spermatogonia, dense spirem stages.
 Fig. 11. Rosette of spermatogonia in various spirem stages.
 Figs. 12, 13. Spermatogonia, loose spirem stage.

- Fig. 14. Rosette of spermatogonia, spirem stages.
 Fig. 15. Spermatogonia, segmentation of the spirem.
 Figs. 16, 17. Rosettes of spermatogonia, the segmentation of the spirem ended.
 Figs. 18—21. Spermatogonia, prophases, shortening of the chromosomes.
 Fig. 22. Unusually large spermatogonium, the whole nucleus not shown, with an abnormal number of chromosomes.
 Fig. 23. Spermatogonium, prophase.
 Fig. 24. Rosette of spermatogonia, near the end of the prophase.
 Figs. 25—29. Spermatogonia, successive stages in the arrangement of the chromosomes into the equator of the spindle.
 Figs. 30, 31. Spermatogonia, monaster stage.
 Fig. 32. Spermatogonium seen obliquely from the side; abnormal case with two spindles.
 Figs. 33—37. Spermatogonia, pole views of the chromosomal plate of the monaster stage.
 Figs. 38—40. Spermatogonia, metakinesis.
 Figs. 41—45. Spermatogonia, dyaster stages; in Fig. 44 the chromosomes do not form a fused plate, but are only very densely grouped.
 Figs. 46, 47. Pole views of the chromosomes of daughter cells (1st spermatocytes) of a spermatogenic dyaster.
 Figs. 48—54. 1st spermatocytes, early anaphases.

Plate 2.

- Figs. 55—57. 1st spermatocytes, early anaphases; Figs. 55 and 57 reproduce HERMANN's stain.
 Figs. 58—60. 1st spermatocytes, commencement of synapsis.
 Figs. 61—64. 1st spermatocytes, synapsis.
 Figs. 65—75. 1st spermatocytes, synapsis. The colored figures represent HERMANN's stain.
 Figs. 76, 77. 1st spermatocytes, commencement of the postsynapsis (the colors as in the preceding figures).
 Figs. 78—88. 1st spermatocyte, postsynapsis. In all the whole nucleus is shown.
 Fig. 89. 1st spermatocyte, telophase, portion of nucleus.
 Figs. 90, 91. 1st spermatocytes, telophase, the whole nuclei shown.
 Figs. 92, 93. 1st spermatocytes, telophase, showing two of the large cell syncytia. All the nuclei are shown in their entirety, except that one marked *x*. In Fig. 92 the whole mass of cytoplasm is not drawn. In Fig. 93 a whole spermatocyte is represented.
 Fig. 94. A group of degenerating cells, the cytoplasm drawn in only one of them.
 Figs. 95—100. 1st spermatocytes, rest stage. The whole nucleus represented in Figs. 96, 97 and 99.

Plate 3.

Figs. 101—104. 1st spermatocytes, commencement of the prophase. The whole nucleus shown in Fig. 104.

Figs. 105—116. 1st spermatocytes, nuclei in the dense spirem stage. All show the nuclei in their entirety with the exception of Fig. 113, which shows only one surface of the nucleus. There are either 3 or 4 chromosomes in Fig. 111; 3 in Figs. 107, 108, 112, 115; 4 in Figs. 105, 106, 109, 113, 116; 5 in Figs. 110, 114.

Figs. 117—122. 1st spermatocytes, loose spirem, shortening and thickening of the chromosomes. All except Fig. 119 show the entire nucleus. Fig. 118 shows an abnormally small nucleus, found among others of the normal size.

Fig. 123. 1st spermatocyte, loose spirem, showing abnormal vacuolisation of the cytoplasm.

Figs. 124—149. 1st spermatocytes, loose spirem stages and shortening of the chromosomes. All except Figs. 135, 142, 145 and 146 show all the chromosomes in the nuclei.

Fig. 150. 1st spermatocyte nucleus shortly before the disappearance of the nuclear membrane in the prophase. On its surface, marked by the dotted line (which does not represent the greatest diameter of the nucleus), are seen two fibres (central spindle fibres?) which seem to connect the centrosomes.

Figs. 151—153. 1st spermatocytes, in a stage just following the preceding.

Plate 4.

Figs. 154—159. 1st spermatocytes, prophase of the monaster. Figs. 154 and 158 show entire nuclei; in Fig. 159 only one pair of centrosomes lie in the plane of the section.

Figs. 160—168. 1st spermatocytes, prophases of the monaster, the nuclear membrane no longer present. In Fig. 162 *x* denotes the halves of a prematurely divided chromosome.

Fig. 169. 1st spermatocyte, monaster.

Figs. 170, 171. 1st spermatocytes, monaster, pole views of the chromosomes.

Figs. 172—175. 1st spermatocytes, monaster; the shape of the chromosomes abnormal in Fig. 174.

Figs. 176—189. 1st spermatocytes, monaster, pole views of the chromosomes.

Figs. 190—196. 1st spermatocytes, successive stages of the metakinesis. In Figs. 190 and 196 both pairs of centrosomes do not lie in the plane of the section.

Plate 5.

Figs. 197—199. 1st spermatocytes, conclusion of the metakinesis; in Figs. 197 and 199 the whole spindle does not lie in the plane of the section.

Figs. 200—202. 1st spermatocytes, dyaster; in Fig. 202 the chromosomes are not fused together, but lie so densely that they cannot be clearly distinguished.

Figs. 203—205. 2nd spermatocytes, lateral view of the spindle; in Fig. 205 only half the spindle lies in the plane of the section.

Fig. 206. 1st spermatocytes, dyaster, the centrosomes do not lie in the plane of the section.

Figs. 207—212. Pole views of the chromosomes in the daughter cells (2nd spermatocytes) of the 1st spermatocytic dyaster.

Figs. 213—215. 2nd spermatocytes, prophase of the monaster.

Fig. 216. 2nd spermatocyte, monaster.

Fig. 217. 2nd spermatocyte, commencement of metakinesis.

Figs. 218, 219. 2nd spermatocytes, successive dyasters.

Fig. 220. 2nd spermatocyte, pole view of one of the daughter cells (spermatids) of the dyaster.

Figs. 221—224. 2nd spermatocytes, final stages of the dyaster, the daughter cells being the spermatids.

Fig. 225. *Tropicoris*, transverse section through the middle of the testicle; the large generation of cells occurs in the follicles numbered 1 and 3. (ZEISS, obj. A, oc. 2.)

Fig. 226. Longitudinal section through the proximal end of one follicle (the 4th) of the testicle of *Pentatoma*, to show the mode of grouping of the spermatocysts. (Homog. immers. $\frac{1}{12}$, oc. 2.)

Fig. 227. Longitudinal section through the mature testicle of *Pentatoma*, the section nearly parallel to the flat side of the testicle. The numbers denote the follicles, the cells of the large generation being found in follicles 1 and 3. *Sg. Z* zone of the spermatogonia; *G. Z* growth zone of the spermatocytes; *D. Z* zone of the reduction divisions; *St. Z* zone of the spermatids; *Spz. Z* zone of the spermatozoa. (ZEISS, obj. A, oc. 2.)

*Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden.

Von

Dr. Ludwig Cohn.

(Aus dem Zoologischen Museum in Königsberg i./Pr.)

Hierzu Tafel 6—9 und 9 Abbildungen im Text.

Das Nervensystem der Cestoden war noch bis vor nicht langer Zeit das Stiefkind der Helminthologie. Selbst nachdem den Cestoden in den so genannten „spongiösen Strängen“ ein Nervensystem zuerkannt war, erwähnten die meisten Arbeiten nur die beiden Hauptlängsstränge und deren Commissur im Scolex; eine eingehendere anatomische und vergleichende Darstellung der vorliegenden Verhältnisse verdanken wir eigentlich erst NIEMEC, dessen Arbeiten in ihrer gewissenhaften Durchführung von dauerndem Werth sind, wenn sie auch, wie unvermeidlich beim ersten Betreten einer terra incognita, manche fehlerhafte Behauptung enthalten. Auf die ältern Arbeiten, die Notizen über das Nervensystem enthalten und von NIEMEC besprochen werden (für Tänien vor 1885, für Bothriocephalen vor 1888), werde ich hier nicht eingehen und verweise der Kürze halber auf jene beiden Arbeiten. Der geringern Bedeutung wegen, welche die Mehrzahl der seit NIEMEC publicirten Daten über das Nervensystem hat, verzichte ich auch auf eine zusammenhängende Literatur-Zusammenstellung als Einleitung und werde die Angaben der einzelnen Autoren bei Besprechung der einschlägigen Verhältnisse von Fall zu Fall erörtern.

Wenn wir nach dem Grunde suchen, weswegen wir bisher von der Anatomie und Histologie der Cestodennerven ein noch so unvollständiges Bild haben, warum man meist nur das Augenfällige im Vorübergehen gelegentlich mitnahm, so müssen wir den technischen

Schwierigkeiten in der Hauptsache die Schuld hieran zuschreiben: kein Farbstoff ist vorhanden, der die Nerven gegen Parenchym und Musculatur ganz zweifellos scharf differenzirte. Um die weiter unten angegebenen Resultate zu sammeln, musste ich die verschiedensten Methoden versuchen, und die brauchbarsten waren par malheur auch gerade die unsichersten.

Als beste Fixationsflüssigkeit bewährte sich auch hier kaltes Sublimat; heisses Sublimat schont weniger die Gewebe. Mischungen, die Chromsäure oder Chromsalze enthalten, wirken auf die Nerven ungünstig ein, bessere Bilder giebt KLEINENBERG'sche Flüssigkeit.

Von den Tinctionsmitteln sind Karminfarbstoffe am gebräuchlichsten. NIEMEC verdankt ihnen die meisten seiner Befunde. Ich gebe zu, dass sie ganz gut hervorheben, was NIEMEC gesehen hat — das ist aber eben nur ein Theil des Vorhandenen, und für die feinern Stämme, die man im Gewirr der Muskelfasern verfolgen muss, genügt Karminfärbung allein nicht. Indigo-Borax-Karmin gab ganz gute Resultate, kann sich aber nicht mit einer neuen Variation der VAN GIESON'schen Methode messen, deren Mittheilung ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN durch Vermittlung des Herrn Dr. LÜHE verdanke ¹⁾. Der von ihm zusammengestellte Farbstoff giebt für feinere Nervenverzweigungen sehr gute Bilder, gestattet auch einen Einblick in structurelle Verhältnisse; für rein morphologische Untersuchungen erwies sich aber eine andere Variation derselben Methode als noch geeigneter und zwar eine Mischung von Indigo-Karmin mit Pikrinsäure (bis die tiefgrüne Lösung kaum mehr durchscheint) nach Kernfärbung mit Borax-Karmin; es resultirt eine allgemeine dunkelgraue Färbung und negative Nervenfärbung; die Fasern der Nerven sind lichtgrau, und die Bilder vertragen selbst die stärksten Vergrösserungen. Um nur noch kurz die sonst verwendeten Tinctionsmethoden zu erwähnen, muss ich gestehen, dass mir GOLGI's Silbernitratbehandlung bei Darmcestoden nie gelungen ist, wohl wegen des grossen Fettgehalts der Darmparasiten, der keine Behandlung mit Osmiumsäure verträgt. Versuche mit APATHY's Nachvergoldung waren ergebnisslos; die Nerven waren entweder ebenso wie das übrige Gewebe diffus violett gefärbt oder hoben sich sogar hell auf dunklerm Grunde ab, vielleicht weil mir nur AuCl_3 zur Verfügung stand, nicht $\text{AuCl}_4\text{H} + 4\text{H}_2\text{O}$, dessen Vorzüge APATHY lobt. Vorvergoldung ist

1) Die Mischungsstoffe kann ich hier nicht angeben, da der Farbstoff geistiges Eigenthum des Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN ist.

wegen der vorgeschriebenen Behandlung mit concentrirter Ameisensäure unmöglich, da ich mich, einige Cysticerken ausgenommen, überzeugen musste, dass mit der raschen Zerstörung der Kalkkörperchen die Präparate untauglich werden.

Bevor ich mich der Besprechung meiner Untersuchungen selbst zuwende, muss ich den Titel dieser Arbeit rechtfertigen und die Ausdehnung, in welcher er Geltung hat, festzustellen suchen: „Centralnervensystem“ ist eben für Cestoden ein ungemein schwankender Begriff und eigentlich nur *cum grano salis* zu verstehen; ich verstehe hier darunter nur eine Gegenüberstellung gewisser Theile des Nervensystems und der die Genitalorgane, das Epithel, die Musculatur versorgenden Nerven. Für die Polycladen unterscheidet LANG das centrale Nervensystem, das in der häutigen Gehirnkapsel liegt (Ganglien und Hauptcommissuren), von den davon abgehenden Stämmen — dem peripheren. Für die Cestoden ist eine dementsprechende Einteilung unmöglich, ebenso wenig wie die Zusammenfassung der von NIEMEC im Scolex von *T. coenurus* z. B. gefundenen Nerven, Commissuren und Ringe als centralen Theil. Ich setze später die Gründe aus einander, welche mich veranlassen, gegenüber den sonstigen Anschauungen, **alle** Längsstämme, welche die Cestoden im Scolex und der Proglottidenkette durchziehen, mit allen sie unter einander verbindenden Commissuren als centrales Nervensystem aufzufassen und den zu den einzelnen Organen davon abgehenden Nervenzweigen, dem peripheren System, gegenüber zu stellen. Auf diese, dem ganzen Cestodenkörper gemeinsamen Nerventheile beschränkt sich meine Arbeit im Wesentlichen, und der subepitheliale Plexus, den ZERNECKE constatirte, fällt dem entsprechend nicht mehr in das Bereich derselben. Ebenso tritt die Histologie im Vergleich mit Anatomie und vergleichender Anatomie in den Hintergrund. Die Arbeit zerfällt in drei Haupttheile: den anatomischen, den histologischen und den vergleichend-anatomischen, der das Gemeinsame in der Organisation des Nervensystems der einzelnen Cestodentypen aufsucht und die Homologie einzelner Nerven constatirt.

I.

Anatomischer Theil.

Alle von mir untersuchten Species muss ich, den Hauptzügen des Nervenbaues entsprechend, in vier Gruppen theilen, welche ihrerseits

den systematischen entsprechen; ich behandle hier gesondert 1) die Tänien, 2) die Bothriocephalen, 3) *Solenophorus*, als Complicirung des Bothriocephalen-Typus, 4) *Ligula* und *Schistocephalus*, die den gleichen Typus vertreten.

Untersucht wurden:

Tänien: *T. crassicollis*,

T. marginata (*Cysticercus tenuicollis*),

T. solium,

T. saginata,

T. cucumerina,

T. perfoliata,

T. mamillana,

T. struthionis.

Bothriocephalen: *B. rugosus*,

B. hians,

Solenophorus megalcephalus,

Ligula digramma,

Schistocephalus dimorphus.

Das Material, das mir zur Verfügung stand, war sehr ungleichmässig. Zum Theil conservirte ich es selbst, zum Theil erhielt ich mehr oder weniger gut erhaltene Spiritusexemplare. Bei den einen waren nur Scolex-Untersuchungen möglich, bei den andern nur die Proglottidennerven zu verfolgen, und daher resultirt eine gewisse Unregelmässigkeit in den Angaben, die sich in Folge des verschiedenen Erhaltungszustands nicht vermeiden liess. Dass auch auf rein anatomischem Gebiet eine Reihe von Fragen noch offen gelassen werden muss, ist selbstverständlich, da meine Untersuchungen zu wenige Vorarbeiten fanden und sich zum Theil, was die Proglottidennerven anbelangt, auf ein völlig unbekanntes Gebiet begaben. Ich glaube aber, ausser der Erweiterung der Grundlage für weitere Untersuchungen auch jetzt schon eine Reihe von Schlüssen aus meinen Befunden ziehen zu können.

Zum Anfang will ich den, ich möchte sagen, classischen Vertreter des Tänientypus beschreiben: *Taenia crassicollis*; die bei ihm am schärfsten ausgeprägten Einzelmerkmale finden wir bei den andern Tänien mehr oder weniger variirt wieder¹⁾.

1) Ich fand *T. crassicollis* meist zu 2 oder 3 Exemplaren, einmal aber auch 6 in derselben Katze. Der höchste Befund war der von 13 Stück. Eine so hohe Anzahl musste, obgleich nur etwa die Hälfte der Würmer ausgewachsen war, schon bedeutende Störungen hervorrufen und abnorm sein, denn ich fand darunter mehrere Exemplare mit

T. crassicollis.

Die *T. crassicollis* bietet wohl das vorzüglichste Object zu Untersuchungen über das Nervensystem unter allen Cestoden; wenigstens treten, Dank der günstigen Anordnung der Musculatur, der relativen Grösse des Scolex und der recht ausgesprochenen Differenzirung der nervösen Elemente vom Parenchym, die gesuchten Theile so scharf hervor wie nirgends sonst.

Die beiden Hauptlängsstämme, welche den ganzen Körper durchziehen, sind schon seit Langem bekannt. Nach aussen zu von dem grössern der Wassergefässstämme verlaufend, treten sie in nach innen zu gekrümmtem Bogen in den Scolex zwischen die Saugnäpfe, verlaufen hier wenig convergirend aufwärts und treten, nachdem jeder von ihnen keulenförmig angeschwollen ist, durch eine breite, in der Mitte verdickte Commissur dicht unter dem Muskellager, auf welchem das Rostrum ruht, mit einander in Verbindung, und zwar nahe der obern Begrenzung der Saugnäpfe. Legen wir an dieser Stelle d. h. durch die Anschwellungen der Hauptlängsnerven und die Commissur einen Querschnitt, so erhalten wir das Bild, das ich im Schema Fig. A dargestellt habe. Die Querschnitte der Hauptlängsnerven sind durch die Commissur verbunden, und in der Mitte der letztern sehen wir das typische Kreuz, das NIEMEC für *T. coenurus* nachwies. Der quere Ast des Kreuzes spaltet sich jederseits bald in zwei Theile, die nach kurzem Verlauf in einer Verdickung im Parenchym enden. Die ganglionären Anschwellungen, jederseits zwei, treten nun einerseits unter einander, andererseits mit den Querschnitten der Hauptlängsnerven durch bogenförmig die Saugnäpfe umbiegende

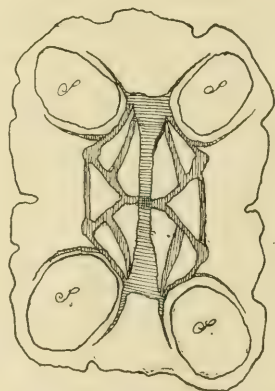


Fig. A. *Taenia crassicollis*.
Schematische Darstellung des Nervensystems in der Querschnittshöhe der Hauptcommissur. S Saugnäpfe.

unregelmässiger Proglottidenkette, d. h. Halbproglottiden, die vielleicht hier auf eine gegenseitige Störung der Cestoden im Wachsthum zurückzuführen sind, zumal sie bei den kleinern Thieren constatirt wurden, die dem bereits von erwachsenen Bandwürmern besetzten Darm zuwanderten.

Commissuralstränge in Verbindung, so dass ein regelrechtes Sechseck der äussern Commissuren entsteht; dieses Sechseck (rechnen wir die Breite der Hauptganglien als Seiten, so ist es ein Achteck) entspricht der obern polygonalen Commissur von NIEMEC. Eine Complicirung des Bildes entsteht noch dadurch, dass vom Hauptnerven aus noch direct zu den Gabelästen der Kreuzcommissur je ein Verbindungszweig verläuft, der ungefähr in der Mitte eines jeden Gabelastes mündet. Diese Commissuren sind aber nicht durch Verbindungen zwischen je zwei Gabelästen derselben Seite zum Kreise geschlossen.

Verfolgen wir erst die Bilder, welche uns eine Reihe von Querschnitten von der Höhe des eben beschriebenen nach oben, dem Rostellum zu zeigt. Sobald die polygonale Commissur verschwunden ist, treten sechs Nervenquerschnitte auf, doch nur für einen Schnitt von 10μ , dann sind es gleich ihrer acht: je zwei davon entsprechen auf jeder Seite den Verdickungen, welche die Gabelungen der Kreuzcommissur aufweisen, die vier andern treten zu je zwei an Stelle der Hauptlängsnerven. Dies ergibt also, dass sich jeder Hauptnerv nach dem Rostellum zu in zwei Aeste theilt, die Apicalzweige, und dass jede ganglionäre Anschwellung der Kreuzcommissur ebenfalls je einen solchen Apicalzweig nach oben entsendet. Die acht Apicalzweige verlaufen, bogenförmig das Rostellarkissen umgreifend und immer in etwa gleichem Abstand von einander bleibend, bis zum untern Theil des Rostellums selbst und treten hier durch eine Ringcommissur mit einander in Verbindung, für welche ich die Bezeichnung Rostellarring vorschlagen möchte ¹⁾.

Das Verhalten der acht Apicalzweige ist hierbei für *T. crassicollis* ein anderes, als es NIEMEC für *T. coenurus* constatirt hat und für *T. cucumerina* annimmt. Während dort je ein Apicalzweig des Hauptlängsnerven mit einem seitlichen zusammentritt und sich an der Verbindungsstelle weit ausbreitet, so dass die Ringcommissur nur vier, auf ein Geringes reducirte Zwischenräume auszufüllen hat, tritt hier jeder der acht Apicalzweige vollkommen gesondert und ohne nennenswerthe Verbreiterung an den Ring heran, der also hier in seinem ganzen Verlauf eine rein commissurale Gebilde ist. Die Art der Bildung des Rostellarrings ist eben lange nicht so constant gleichmässig wie die der Hauptcommissur; für *T. saginata* constatirte

1) Die bei NIEMEC, ZSCHOKKE gebräuchliche Bezeichnung als Nervenring kann ohne nähere Präcisirung nicht beibehalten werden, da, wie wir sehen werden, ein zweiter, diesem analoger Ring vorhanden ist.

NIEMEC dasselbe Verhalten in Bezug auf den Rostellarring, wie ich es für *T. crassicollis* fand, und bei einer andern, weiter unten beschriebenen Tänie (*T. marginata*) liegen noch weitere Abweichungen vor, die aber alle nichts an dem allgemein gültigen Princip ändern, dass bei allen mit deutlichem Rostellum versehenen Tänien die acht Apicalzweige durch einen Rostellarring verbunden werden.

Mit dem Rostellarring ist der Verlauf der acht aufsteigenden Nerven abgeschlossen, wie auch NIEMEC angiebt. Fig. 3 und 4 zeigen, dass sich aus dem Ring nach aufwärts zum Hakenkranz eine grosse Anzahl feiner Nervenfasern erhebt, die das Rostellum meridional umfassen; zu den acht Apicalzweigen lässt sich aber eine directe Beziehung für diese Fasern nicht nachweisen, sie gehen vielmehr ganz selbständig und unregelmässig vom Rostellarring ab. Diese feinen Apicalfasern umfassen das Rostellum in seinem obern Theil bis kurz unterhalb des Niveaus, in welchem sich die Hakenwurzeln inseriren, und an dieser Stelle kommt ein zweiter, unregelmässiger Ring zu Stande, der, wie Fig. 5 zeigt, nicht gleich dem Rostellarring continuirlich verläuft, sondern vielmehr ein kreisförmiges Nervengeflecht darstellt, das um den Gefässplexus herum, der hier das Rostellum umgiebt, die einzelnen Apicalfasern verbindet. Nennen wir ihn zur Unterscheidung den Apicalring. Noch weiter nach oben zu lassen sich Nervenfasern nicht mehr verfolgen, und ich irre wohl nicht, wenn ich den centralen Nerven Aufbau mit dem Apicalring nach oben zu für abgeschlossen halte; dieser liegt auch schon so weit nach vorn gerückt, dass ich hier die weitere Abzweigung von Fasern nur noch peripheren Charakters, welche direct zu Musculatur, Epithel u. s. w. gehen, annehmen muss.

Um hier die Nervelemente, welche für die Innervation des Rostellums in Betracht kommen, gleich ganz zu erledigen, weise ich darauf hin, dass von den Apicalzweigen wenig oberhalb der Hauptcommissurenebene starke seitliche Aeste direct in die Musculatur des halbmondförmigen Kissens entsandt werden, auf welchem das Rostellum ruht. Das Kissen besteht aus mehreren, dem untern Rostellarrand parallel verlaufenden, in einander geschachtelten, halbkreisförmigen Muskellagen (im Flächenschnitt), und man sieht die Nerven, die von den Apicalzweigen abgehen, nach innen und oben oft weit in das Muskelkissen eindringen, nach oben zu an Durchmesser abnehmend, als wenn einzelne Fasern zur Innervirung der Muskelschichten zurückblieben. Es ist mir bei der Schwierigkeit, welche die Verfolgung feiner Nerven in so dichtem Muskelgewebe darbietet, nicht gelungen, diese Nerven

bis an den obern, dem Rostellum anliegenden Rand des Kissens zu verfolgen. Dass sie aber, zum Theil wenigstens, so weit sie nämlich nicht zur Innervation des Muskelpolsters selbst verbraucht werden, bis zur obern Grenze hindurch verlaufen, zeigt Fig. 2, wo ich einige Nerven des Rostellums selbst, welche das letztere von oben nach unten zu durchqueren, einzeichnen konnte. Da ich diese Nerven — äusserst feine Fasern, welche sich nur sehr selten färberisch differenzieren lassen und in der Zeichnung auch durch die dünnen Linien noch unverhältnissmässig dick gezeichnet sind — aus dem Rostellum rückwärts in das Muskelkissen hindurch verfolgen konnte, indem sie den Spalt, der sich beim Fixiren immer zwischen Rostellum und Muskelkissen bildet, überbrücken, so spreche ich sie als directe Fortsätze der von den Apicalzweigen seitlich eintretenden Nerven an. Im Rostellum steigen die Fasern, wie die Abbildung zeigt, in etwas schräger Linie nach oben und treten dicht unter die Hakenwurzeln. Was ihre eigentliche Function ist, lässt sich nach meinen bisherigen Befunden nicht recht sagen. Da keine besondere Hakenmusculatur zu innerviren ist, muss man sie wohl mit den obern, dem Rande nahe verlaufenden Ringmuskelfasern in Verbindung bringen. Die Innervirung durch quer durch das ganze Organ verlaufende Fasern steht an sich mit diesem Fall bei den Cestoden nicht vereinzelt da, wir werden vielmehr dasselbe Verhalten für die Saugnapfnerven einer andern Tānie (und von dieser ist ein Rückschluss auch auf die andern sicher gestattet) zu constatiren haben.

Fügen wir noch hinzu, dass von den ganglionären Anschwellungen der Hauptcommissur und der kreuzförmigen äquatorial verlaufende Nervenfasern zu den Saugnäpfen entsendet werden, dass andererseits auch von dem Rostellaring, und zwar von den Stellen aus, wo er die Längs- (d. h. Apical-)Zweige einschliesst, kurze Stämme zu den Saugnäpfen verlaufen, so ist das Nervensystem oberhalb der Hauptcommissur erledigt. Auf die Innervirungsart der Saugnäpfe selbst komme ich weiter unten bei Besprechung der *T. perfoliata* zurück.

Kehren wir jetzt zum Ausgangspunkt, der Hauptcommissur, zurück, um auf einer Reihe in querer, sagittaler und frontaler Richtung durchgelegter Schnitte das Nervensystem im untern Theil des Scolex und weiter hinein in die Proglottidenkette zu verfolgen.

Steigen wir nur wenig von der Hauptcommissur nach unten, so sehen wir die Querschnitte der beiden Hauptnerven eine veränderte Gestalt annehmen: bisher von länglich ovaler Gestalt, buchten sie sich aussen doppelt ein, so dass die Form eines nach aussen gerichteten

Dreizacks entsteht. Dieses Verhalten ist es, das JOSEPH zu seiner irrigen Annahme veranlasste, der Hauptnerv der *T. crassicollis* entspringe aus dem Ganglion mit drei Wurzeln. Der Irrthum ist aber offenkundig, da die drei Zacken gar nicht demselben Nerv als Ursprung dienen, auch nicht aus der Commissur, sondern aus den kolbenförmigen Verdickungen der Hauptnerven entspringen. Alle drei biegen gleich nach unten d. h. der Proglottidenkette zu um, indem der mittelste in den eigentlichen Hauptlängsnerven unmittelbar übergeht, während die beiden seitlichen die beiden Begleitnerven bilden, welche schon NITSCHKE kannte. Da wir auf allen folgenden Schnitten auch auf den Stellen der Anschwellungen der Kreuzäste, welche sich, wie oben beschrieben, nach oben in die seitlichen Apicalzweige fortsetzen, Nervenquerschnitte finden, so muss man schliessen, dass sich auch nach unten zu Längsnerven hier erstrecken, wie jeder Flächenschnitt es in der That zeigt, und wir haben somit im Scolex im Ganzen zehn Längsnerven: die beiden Hauptlängsnerven mit je zwei ihnen seitlich dicht angelagerten Begleitnerven, und je zwei Nerven auf der dorsalen resp. ventralen Fläche, die Mediannerven.

Wenn wir nun die Querschnittserie weiter verfolgen, so constatiren wir erstens, dass alle zehn Nerven nicht nur im Scolex und Collum erhalten sind, sondern auch die ganze Proglottidenkette bis in die letzten reifen Proglottiden hinein durchziehen. Der Hauptstamm liegt hierbei dicht aussen dem grössern Wassergefässe an und verläuft noch im Mittelfeld der Proglottis, die medianen Nerven lagern sich den innern Transversalmuskeln auf, während die Begleitnerven, durch einen Theil der seitlich ausstrahlenden Transversalmuskeln vom Hauptnerven getrennt, innerhalb dieses Muskelbündels in einer Ebene mit dem Hauptlängsnerven liegen. Ueber die Art und Weise, wie diese Längsstämme mit einander in Verbindung treten, orientiren uns frontale und sagittale Schnittserien durch Collum und Proglottiden, welche das Vorhandensein eines sehr complicirten Commissurensystems nachweisen.

Wenig unterhalb der Hauptcommissur und der obern polygonalen Commissur im Scolex legt sich eine zweite polygonale um die zehn Nerven, der obern ganz entsprechend, nur dass hier die Begleitnerven bereits von den Hauptlängsstämmen abgetheilt sind und die zwischen ihnen und den Hauptstämmen auftretenden Verbindungsnerven als weitere Seiten des Polygons hinzukommen. Sie entspricht der untern polygonalen Commissur von NIEMEC.

Fig. 1 zeigt einen Frontalschnitt durch *T. crassicollis*. Die beiden

starken Nerven, die seitlich herabziehen, sind die dorsalen Mediannerven (*M. N.*). Oben sehen wir die beide Dorsalnerven verbindenden Theile der obern und untern polygonalen Commissur (*a* u. *b*) durch ihren Durchmesser den andern Verbindungsfasern überlegen, unter ihnen aber eine ganze Reihe von Nervenzügen, die im untern Theil des Scolex sich noch beiderseits mit den circulären Saugnapfnerven in Verbindung setzen, weiter unten im Collum aber frei endigend gezeichnet sind, da sie hier aus der Schnittebene herausbiegen, um beiderseits die Begleitnerven resp. über diese hinaus die Hauptlängsnerven zu erreichen. Zwischen die Dorsalnerven schieben sich, den obersten Commissuren selbst entspringend, zahlreiche feine Längsnervenstämmchen ein, die in die Quercommissuren mit eingeschlossen sind; ähnliche Längsnerven sehen wir auch nach aussen zu von den Dorsalnerven, also zwischen dorsalen und Begleitnerven verlaufen, und wenn wir uns nun das hierdurch angedeutete Bild körperlich gesehen vervollständigen, so erhalten wir im Collum, dicht den innern Transversalmuskeln aufliegend, einen Mantel von Nerven, bestehend aus zehn primären Längsstämmen und zahlreichen eingeschalteten secundären, die durch Ringcommissuren alle unter einander verbunden sind. Feinste Nervenfasern verbinden dann noch in unregelmässigem Verlauf die Quercommissuren unter einander, so dass das Ganze ein enges Flechtwerk von Nervenelementen bildet, das cylinderförmig in der Mitte des Collums hinzieht.

Doch tritt das Nervennetz in dieser Form nur im Collum der *T. crassicollis* auf. Wenn sich auch die zehn primären Längsnerven unverändert durch die Proglottidenkette ziehen, so kann man bald schon die secundären Längsstämme und die Quercommissuren nicht mehr in der eben beschriebenen Form unterscheiden. Secundäre Längsnerven, Quercommissuren und die feinen Verbindungsfasern — alles verliert seinen Anfangs streng ausgeprägten Charakter, nimmt immer mehr unregelmässigen Verlauf an, und es entsteht auf diese Weise in den Proglottiden, nachdem auch die Dicke der verschiedenen Fasern gleichmässig geworden ist, ein unregelmässiges Netzwerk, bestehend aus etwas in die Länge gezogenen Maschen (parallel dem Querschnitt), das in cylindrischer Mantelform die zehn Längsstämme unter einander verbindet und von dem ein Stück auf Fig. B zwischen die beiden Dorsalnerven eingezeichnet ist. Dieses Netzwerk ist es dann, das man neben den zehn Stämmen durch die ganze Proglottidenkette hindurch verfolgen kann.

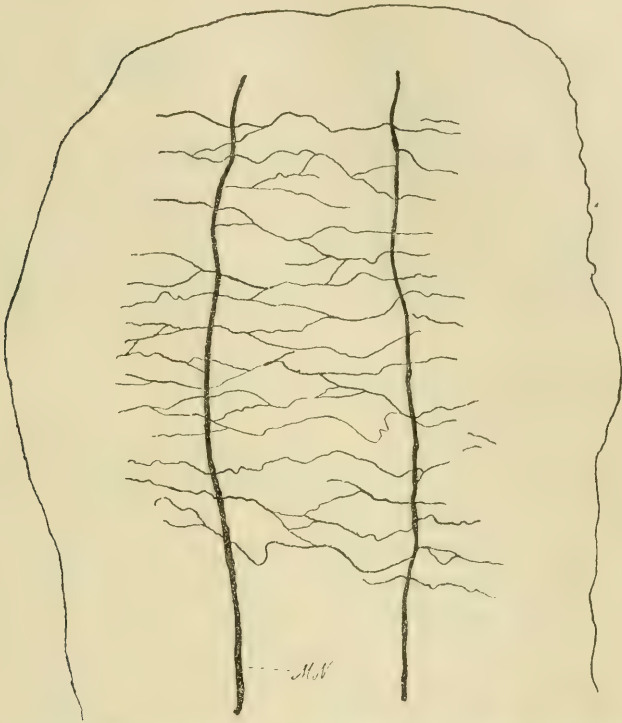


Fig. B. *T. crassicollis*. M.N die medianen Nerven auf einem Flächenschnitt durch eine reife Proglottis, dazwischen die Maschen des unregelmässigen Netzwerks (mit dem Zeichenapparat aus zwei auf einander folgenden Schnitten combinirt).

Während aber im ganzen Verlauf der Längsnerven die Netzfaseren etwa gleichwerthige Maschen bilden, treten am Anfang und am Ende jeder Proglottide noch Anklänge an die Quercommissuren des Collums entgegen: meist am Vorderende, immer aber am Hinterende der einzelnen Glieder differenzirt sich durch weite Querstreckung der Maschen eine fast ganz gerade verlaufende Ringcommissur heraus, deren Unregelmässigkeit sich oft nur durch den gegabelten Abgang von den Längsnerven verräth. Oft findet man auch am Hinterende zwei solcher Commissuren differenzirt, von denen aber immer die weiter hinten, näher zum Rand gelegene regelmässiger gestaltet ist. Wenn aber diese Ringe an sich auch öfters den Eindruck von echten Ringcommissuren hervorrufen, so haben sie doch nicht die typische Ausbildung derer im Collum, da öfters die Insertionsstellen desselben Rings an den verschiedenen Längsnerven nicht genau in der gleichen Höhe liegen (von

Gabelungen ganz abgesehen), so dass gleichsam ein gebrochener Ring entsteht.

Auf die vergleichend-anatomische Bedeutung und das Verhältniss des Netzwerks zu dem Nervencylinder im Collum komme ich später im dritten Theil der Arbeit zurück.

Hier nur noch einige Bemerkungen über Nebennervenbahnen.

Am Ende jeder Proglottis geht je ein starker Zweig von den Hauptlängsnerven ab, nach hinten zu gekrümmt, der sich dem äussern Proglottidenrand zuwendet und in den seitlich vorragenden Winkel des Gliedes eintritt. Er scheint sich dort gabelig zu theilen und zieht wohl zum Epithel, an welches ich ihn öfter nahe heran verfolgen konnte.

Die Saugnäpfe erhalten ihre Nerven:

- 1) vom Rostellarring,
- 2) von der obern und untern polygonalen Commissur,
- 3) von den an sie herantretenden obersten Commissuren, die auf die untere polygonale folgen.

Die Nerven verlaufen circular, nahe an die Tunica propria der Saugnäpfe gelagert und entsenden an zahlreichen Stellen feine Fasern in das Innere der Saugnäpfe hinein. Fig. 6 zeigt eine solche Eintrittsstelle eines Nerven für *T. crassicolis*. Wir sehen die vom meridionalen Ringnerven abgelösten Fasern in mehreren Windungen an die Cuticula des Saugnapfs herantreten. Die Cuticula stülpt sich nach innen zu ein und bildet noch auf eine Strecke hin die Wandung des Canals, in welchem der Nerv ins Innere des Saugnapfs tritt. Ueber den weiteren Verlauf der Saugnapfnerven und ihre Endigungen gebe ich Näheres bei Besprechung der *T. perfoliata*. Die Eintrittsstellen sind sehr zahlreich, oft sind 5 und 6 auf demselben Schnitt zu sehen. Der Canal verläuft dabei nicht streng radiär im Saugnapf, sondern meist schief zur radiären Ebene.

Die Maasse der Nerven bei *T. crassicolis* sind:

Der Hauptlängsnerv: reife Proglottis 55 μ . Collum 36 μ : 23 μ . Anschwellung im Scolex kurz unterhalb der Commissur: 70 μ . Breite in Commissurenhöhe: 86 μ . Apicalzweige: 36 μ : 23 μ .

Hauptcommissur: von der grössten Breite der Hauptnerven (70 μ), bei einer Gesamtlänge von 0,3 mm, in der Mitte auf 40 μ herabgehend. Höhe 14 μ , in der Mitte 18 μ .

Begleitnerven: wenig veränderlich, ca. 20 μ .

Mediane Nerven: in Scolex und Kette wenig veränderlich, ca. 25 μ . Die Apicalzweige nehmen an Stärke zu bis 40 μ : 32 μ .

Für die Proglottidenkette kann ich nur angeben, dass alle zehn Längsnerven auch in den reifen Gliedern nachzuweisen sind. Das Verhalten im Collum schliesst sich dem bei *T. crassicollis* eng an.

Taenia (Anoplocephala) perfoliata.

Auf sehr abweichende Weise, verglichen mit dem der eben beschriebenen Tänien, musste sich das Nervensystem der *T. perfoliata* entwickeln. Es sprechen hier mehrere Momente mit. Erstens fallen das eigentliche Rostellum und das Muskelkissen unter demselben fort, andererseits werden durch die complicirte Muskelanordnung und die bedeutende Grösse der Saugnäpfe die Nerven abweichend vom *crassicollis*-Typus verlaufen müssen. Die äusserst kurzen und sehr breiten Proglottiden bedingen eine andere Art der Commissuralverbindungen, und auch die Kreuzcommissur selbst ist hier anders gebaut. Wenn die letztere auch vom erst geschilderten Typus nicht so weit abweicht, dass sie nicht mit allen Theilen jenes homologisirt werden könnte, so scheint doch, wenn man das von NIEMEC für *T. saginata* gegebene Bild zum Vergleich heranzieht, für die hakenlosen Tänien eine constante Abweichung im Bau der Kreuzcommissur zu bestehen, die den Namen „Kreuzcommissur“ eigentlich desavouirt.

Eine Reihe von Angaben über das Verhalten der Apicalnerven finden wir für diese Tänie, von der alten Arbeit von KAHANE abgesehen, bei LÜHE in seiner Arbeit über die Musculatur des Scolex; da er die Nerven aber nur zur Orientirung mit beschrieb, so bleibt noch Manches hinzuzufügen und Einiges noch zu berichtigen.

Die Saugnäpfe treten bei *T. perfoliata* viel dichter an einander heran, als dies bei den hakentragenden Tänien der Fall ist, so dass die dazwischen liegenden Muskeln und Nerven auf sehr engen Raum beschränkt werden. Das Rostellum fehlt, die ganze Scolexmusculatur ist schwächer, so zu sagen diffuser, das Parenchym ist im Scolex sehr stark ausgebildet, und der axiale Muskelzapfen, der nur noch als Rest das Rostellum andeutet, bedingt einen viel geringern, primitivern Entwicklungsgrad des Nervensystems.

Fig. 14 stellt einen Querschnitt durch den Scolex wenige Schnitte ($\approx 10 \mu$) oberhalb der Hauptcommissur dar. Wenn wir diesen und den in Fig. 13 abgebildeten, wenig höher gelegenen Schnitt vergleichen, so finden wir im Princip dasselbe Verhalten wie bei *T. crassicollis*: wir sehen die acht Apicalnerven, *a* die der Hauptlängsnerven, *b* und *c* die der Mediannerven; die Apicalnerven der Hauptstämme weichen, nach oben zu sich verjüngend, von der Basis aufwärts weiter aus ein-

ander, während *b* und *c* in etwa dem gleichen Abstand von einander aufwärts verlaufen. Ganz abweichend von den bisher beschriebenen Tänien ist aber die obere Endigung der Apicalzweige. Bei jenen bedingte das Rostellum das Zusammentreten derselben zum Rostellarring und weiter oben zum Apicalring: hier fällt diese functionelle Nothwendigkeit mit dem rudimentär zapfenförmig bleibenden Rostellum fort, und die Apicalzweige endigen, im ganzen Verlauf frei bleibend, jeder gesondert vom andern. Fig. 7 u. 8 illustriren dieses Verhalten. Fig. 8 stellt einen Sagittalschnitt dar, der die Ventralnerven *d* zeigt; *c* sind die ganglionären Anschwellungen, die in der Ebene der Hauptcommissur liegen und mit dieser in Verbindung treten, von ihnen gehen die Apicalzweige *b* aus. Ich konnte sie bis an die äussern, parallel der Cuticula verlaufenden Muskeln heran verfolgen, wo sie dicht an das Epithel herantreten, sich einander bis auf ein Geringes nähernd, da die Enden etwa unter die Ringfurche an der Spitze des Scolex zu liegen kommen; eine Verbindung fehlt aber absolut. Der Saugnapfnerv aber, der sich bei den Hakentänien vom Rostellarring abzweigt, wo der Apicalzweig herantritt, um meridional den Saugnapf zu umfassen, ist auch hier vorhanden und geht von jedem Apicalzweig etwa in der Mitte der Höhe desselben ab.

In der senkrecht hierzu verlaufenden Ebene geht der Schnitt Fig. 7, der durch die Hauptcommissur ihrer Länge nach durchgelegt ist. Jederseits ist einer der Apicalzweige getroffen, die zu je zweien von jedem Hauptlängsnerven abgehen, und wir sehen für ihren Verlauf dasselbe Verhalten, das ich soeben für die Apicalzweige der Mediannerven constatirte. Zur Vervollständigung des Bildes gebe ich noch Fig. 9, welche das Auseinanderweichen der beiden gleichseitigen Apicalzweige der Hauptlängsnerven zeigt.

Wir haben also für *T. perfoliata* auch nicht die geringste Andeutung eines Rostellarringes, und die frühere Angabe, dass eine „hufeisenförmige“ Commissur bestehe, basirt auf einer ungenauen Beobachtung, welche die Apicalzweige an der Spitze des Scolex sich mit einander vereinigen liess, während jeder von ihnen frei ausläuft.

Nach unten zu gehen die Apicalzweige *a* in die ganglionären Anschwellungen der Hauptlängsnerven über, die durch die Hauptcommissur verbunden sind. Ein für alle von mir und NIEMEC untersuchten Cestoden vereinzelt dastehendes Verhalten zeigt der Bau der Hauptcommissur: sie wird deutlich aus zwei in ihrer Sonderung scharf ausgeprägten Commissuralsträngen ge-

bildet, die in ihrem ganzen Verlauf den Charakter nicht ganz verleugnen. Im Querschnitt sehen wir diese Zweitheiligkeit der Commissur auf Fig. 15 und 16. Der Flächenschnitt Fig. 14 zeigt ebenfalls unzweifelhaft den Charakter der Commissur als Verwachungsproduct zweier Stränge. Dieses Verhalten findet sich aber nur bei *T. perfoliata*; bestreiten muss ich hingegen die Behauptung JOSEPH's, dass auch bei *T. crassicolis* die Hauptcommissur aus zwei parallel verlaufenden Strängen bestehe. Meine gerade für diese Tanie recht eingehenden Untersuchungen haben mir nirgends auch nur die geringste Andeutung eines solchen Verhaltens gezeigt.

Von einer eigentlichen Kreuzcommissur kann man, wie gesagt, bei *T. perfoliata* nicht recht reden. Fig. 16 zeigt das Entstehen derselben: die Hauptcommissur verbreitert sich an der Einmündungsstelle der von den Mediannerven kommenden Nerven auf eine weite Strecke nur um ein Geringes, von 90 μ auf 110 μ . Jederseits kämen also auf jeden Kreuzast nur 10 μ , ein so geringer Betrag, dass man bei der Länge der Verbreiterung von keinem Kreuz mehr reden kann und eher sagen muss, dass jeder der vier von den Mediannerven kommenden Stränge einzeln in die Hauptcommissur mündet, wie es bei *T. saginata* der Fall ist; die Verbreiterung würde sich allein aus der Vermehrung der Nervenfasern genügend erklären.

Auch hier ist der Tanientypus darin ausgeprägt, dass die ganglionären Anschwellungen der Mediannerven unter einander und mit den Anschwellungen der Hauptnerven in der Höhe der Hauptcommissur in Verbindung treten, so dass die sog. obere polygonale Commissur entsteht. Doch können wir hier nur diese eine als gesondertes Gebilde unterscheiden, nicht noch eine zweite untere, die sich wesentlich von dem später beschriebenen Commissurensystem des Collums und der Proglottidenkette unterscheidet.

Ich sage — besonders unterscheidet, denn ein System von Ringcommissuren, die, die Begleitnerven noch einschaltend, die 10 Längsstämme verbinden, kann man bis in die reifen Glieder hinein verfolgen. Sahen wir bei *T. crassicolis* nur im Collum selbst und auch da nur für eine kurze Strecke eine regelmässige Folge von Quercommissuren, die dann bald in das unregelmässige Netzwerk übergeht (Fig. 1), so sehen wir hier den regelmässigen Verlauf durchgehend beibehalten. Kurz unterhalb der Hauptcommissur spalten sich auch bei *T. perfoliata* die Begleitnerven ab. Der enge Raum aber, auf den die dicht an einander rückenden Saugnäpfe das ganze Nervensystem im Scolex

beschränken, bedingt es, dass die Begleitnerven nicht wie bei *T. crassicollis*, *coenurus*, *marginata* u. a. m. neben den Hauptnerven verlaufen, sondern nach rückwärts oder vielmehr nach aussen zu verschoben werden und die Längsnerven so begleiten, dass sie mit ihnen im Querschnitt ein nach aussen zu offenes Dreieck bilden. Dieses Verhalten wird auch in den Proglottiden beibehalten. Hier treten dann die zehn Längsstämme mit einander in regelmässige Verbindung; die rückwärtige Lagerung der Begleitnerven bedingt hierbei, dass die vollkommen geschlossenen Ringcommissuren von der regelmässigen elliptischen Form abweichen und sich an beiden Enden gleichsam einbuchten. Typisch für *T. perfoliata* ist es hierbei, dass in jeder Proglottis unveränderlich drei solcher Ringnerven die Längsnerven verbinden, je einer am Vorder- resp. dem Hinterende der Glieder, der dritte genau in der Mitte derselben (Fig. 10). Es entsteht hierdurch ein cylindrischer Mantel von Nerven, bestehend aus zehn Längsnerven und einem engen Leiterwerk von Ringcommissuren, welches, dicht den innern Transversalmuskeln aufliegend, die ganze Proglottidenkette durchzieht.

Um einen weitem Theil des nervösen Apparates der *T. perfoliata* schildern zu können, muss ich einiges über den Bau der Musculatur derselben vorausschicken.

Die Längsmusculatur des Tänienkörpers besteht ursprünglich aus zwei Schichten: den eigentlichen subcuticularen und den innern Längsmuskeln. LÜNE weist das Vorhandensein dieser beiden Lagen auch für die Cystotänien nach, wo er sie beide im Collum noch in gesondertem Verlauf sieht; späterhin findet aber die Verschmelzung zu einem einzigen Muskelzug statt, und in der reifen Proglottis der *T. crassicollis* z. B. lässt sich keine Zweitheilung der Längsmusculatur mehr nachweisen. Anders verhalten sich hierin die Anoplocephalinen. Was für die Cystotänien nur für das Collum gilt, bleibt hier im ganzen Körper erhalten, und wir können auch in reifen Proglottiden auf Querschnitten zwei gesonderte Längsmuskelschichten nachweisen, die dicht bei einander gelagert nur durch eine dünne Parenchymschicht von einander getrennt sind. Wir haben also bei *T. perfoliata*, wenn wir auf einem Querschnitt vom Mittelfeld nach aussen gehen, die Muskelschichten in folgender Reihenfolge: innere Transversalmuskeln, innere Längsmuskeln und dann in geringem Abstand von diesen die äussern Längsmuskeln.

Mit dieser Zweitheilung der Längsmusculatur auch in den reifen Proglottiden hängt nun bei *T. perfoliata* eine besondere Bildung des

nervösen Apparats, für welche ich bei Cystotänien bisher kein sicheres Homologon gefunden habe, zusammen, eine Bildung, die ich bei Beschreibung der Bothriocephalen noch mehrfach zu erwähnen haben werde — das Netz der Aussennerven.

Fig. 11 stellt einen Theil eines Querschnittes durch eine reife Proglottis in der Höhe der mittlern der drei Ringcommissuren dar. Bei *a* verläuft ein Theil des Nervenringes zwischen den innern Transversal- und den innern Längsmuskeln. Von diesem Ring gehen nun aber dünne Fasern aus, die in der Ebene der Commissur nach aussen radiär sich dem Rand zuwenden und zwischen den einzelnen Faserbündeln der innern Längsmuskeln bis in den parenchymatösen Zwischenraum, der die letztern von den äussern Längsmuskeln trennt, verlaufen. Hier treten die einzelnen feinen Nervenäste wieder durch Quercommissuren mit einander in Verbindung, so dass wir als Resultat um jeden der drei Ringe in der Proglottis, der die zehn Längsnerven verbindet, einen zweiten Ring finden, von dem erstern durch die Dicke der innern Längsmuskeln getrennt und mit ihm durch zahlreiche, die Muskelmasse unregelmässig durchsetzende radiäre Fasern verbunden. Ich kann nicht absolut sicher angeben, ob die äussern Ringe unter einander auch durch äussere Längsnerven verbunden sind. Die Elemente des Aussennervensystems sind so ausserordentlich dünn, dass sie sich wohl im Querschnitt, wenn auch nur schwer, auf dünnen Präparaten nachweisen lassen, es aber nicht genügend gelingt, die den Längsmuskeln jeden Falls sehr nahe anliegenden, feinen Längsstämme klar darzustellen. Doch glaube ich hier, wie ich es in andern, weiter unten beschriebenen Fällen beweisen kann, solche Längsstämme mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen zu können; Homologien, die sich beim Anblick dieser Aussenzweige unwillkürlich aufdrängen, sprechen sehr für diese Annahme. — Weiteres darüber im dritten Theil dieser Arbeit.

Von den äussern Nervenringen, die sich also ebenso viel Mal wiederholen wie die innern, gehen ganz regellos äusserst feine Fasern noch weiter nach aussen zu ab und lassen sich zum Theil eine Strecke durch das Parenchym jenseits der äussern Längsmuskeln, wohl auf dem Wege zum subepithelialen Nervenplexus ZERNECKE's, verfolgen.

Die Hauptlängsnerven, ebenso wie die Begleitnerven, nehmen einen sehr gewundenen Verlauf. Abgesehen davon, dass der Nerv in jeder der sehr kurzen Proglottiden, wie schon KAHANE angab, eine Bogenlinie beschreibt, deren Concavität nach aussen zu gerichtet ist, ver-

ringert sich sein Durchmesser regelmässig um ein Bedeutendes beim Uebergang aus einer Proglottis in die andere, so dass das Resultat ein regelmässig gewelltes Band ist. Je stärker gestreckt man die Proglottidenkette conservirt, um desto weniger ausgesprochen ist der wellige Verlauf der Nerven, soweit er von der Einbuchtung abhängt; auch bei der stärksten Streckung ist die letztere aber immer noch vorhanden, so dass sie als constante Bildung angesehen werden muss. Bei der grossen Kürze der einzelnen Proglottiden, deren Breite andererseits einer grossen Anzahl von Nerven bedarf, sind diese bei Tänien mit mehr langen als breiten Gliedern nicht vorhandenen Ausbuchtungen wohl zur Vergrösserung des Ansatzgebiets für die starken Ringcommissuren, von denen die peripheren Nerven abgehen, nothwendig.

Eine Antwort auf die Frage, auf welche Weise die Innervation der Saugnapfe vor sich geht, fand ich bei *T. perfoliata*. Fig. 17 zeigt das Verhalten auf einem sehr dünnen Schnitt (nicht über $7,5 \mu$). Bei *T. crassicolis* bildet sich, wie ich oben ausführte, an der Stelle, wo ein Ringnerv eine Faser ins Innere des Saugnapfes hinein entsendet, eine Einstülpung der Cuticula des Saugnapfes, die den so entstandenen Eintrittscanal eine kurze Strecke weit auskleidet. Bei *T. perfoliata* ist der Vorgang im Ganzen der gleiche (das ist wohl bei allen Tänien, nebenbei bemerkt auch bei den Trematoden der Fall, wie ich gelegentlich constatiren konnte; *T. mamillana* und *Cysticercus tenuicollis* zeigen dasselbe Bild), nur dass hier der von der Cuticula ausgekleidete Canal weit herabreicht, etwa bis zu $\frac{1}{3}$ der Länge des Saugnapfradius. An seinem Ende nun sah ich die ihn ausfüllende helle Nervensubstanz als lichte Faser heraustreten und zwischen den Radiär-muskeln nach der Grubenfläche des Saugnapfes verlaufen, ohne eine stricte gerade Richtung einzuhalten. Wenig vor der Cuticularauskleidung der Saugnapfgrube endet die Nervenfaser in einer kleinen, kolbigen Verdickung. Mit den grossen Zellen im Saugnapfgewebe, welche früher öfters als Ganglienzellen angesprochen wurden, tritt diese Nervenfaser in keinerlei Verbindung, und es bestätigt sich hiermit die neuere Anschauung, die diesen Zellen den nervösen Charakter abspricht. Die Nerveneintritte sind bei *T. perfoliata* noch häufiger als bei *T. crassicolis*, was sich auch aus der bedeutenden Grösse der Saugnapfe erklärt. Wenn es mir trotzdem nur selten gelang, die Nervenfaser im Innern zu sehen, und ich sie nur in dem einen, hier abgebildeten Fall in ihrem ganzen Verlauf verfolgen konnte, so liegt das ausser der Schwierigkeit, so dünne Fasern im dichten Muskelgewebe zu unterscheiden, vor allem daran, dass die Fasern nicht

radiär verlaufen, wie aus den in Fig. 17 im ganzen Saugnapf daneben schief abgeschnittenen radiären Muskelfasern erhellt. Auch der nicht gestreckte Verlauf der Faser gestattet es selten, den ganzen Nerv auf einem Schnitt zu sehen, zumal der Schnitt dazu sehr dünn sein muss (nicht über $5\ \mu$).

Die Maasse für das Nervensystem der *T. perfoliata* — die hier gegebenen Zahlen sind, so weit es anging, von ein und demselben Exemplar genommen, da gerade bei dieser Tanie neben grossen auch sehr kleine Scolices vorkommen, im Gegensatz zu den immer gleich grossen Köpfen der *T. crassicollis* z. B. — sind die folgenden:

Apicalzweig der Hauptnerven kurz über der Hauptcommissur: $44\ \mu$. Nach oben zu nimmt der Nerv successive an Dicke ab, nur an der Stelle, wo der Saugnapfnerv abgeht, etwas anschwellend. Das vorderste, dem Epithel anliegende Ende läuft in eine äusserst zarte Spitze aus.

Apicalzweig der Mediannerven: $33 : 22\ \mu$. Das Verhalten nach oben hin ist das gleiche.

Die Hauptcommissur (die Anschwellungen der Hauptlängsnerven, in die sie allmählich übergeht, mit eingeschlossen) hat im Ganzen eine Länge von $0,35\ \text{mm}$. Die breiteste Stelle (die bei den Hauptganglien) misst $0,1\ \text{mm}$; die schmalste in der Mitte $90\ \mu$. An der Stelle, wo von beiden Seiten die Nerven von den Mediannerven her einmünden, verbreitert sich die Commissur auf $110\ \mu$ (um nur $20\ \mu$).

Die Verbindung der Hauptcommissur mit den Mediannerven: $55\ \mu$ lang, $17\ \mu$ breit.

Im Collum misst der Hauptnerv (an den breitesten Stellen): $100\ \mu : 44\ \mu$, die Begleitnerven $80\ \mu : 33\ \mu$, die Mediannerven $55\ \mu : 33\ \mu$.

T. mamillana.

Es stand mir nur ein einziges, nicht sonderlich gut erhaltenes Exemplar dieser Tanie zur Verfügung; ich konnte aber immerhin constatiren, dass das Nervensystem im Scolex von dem der *T. perfoliata* nicht wesentlich abweicht, obgleich ZSCHOKKE eine hiervon gänzlich verschiedene Beschreibung giebt. Nach ihm vereinigen sich die Hauptlängsstämme unterhalb des Muskelzapfens zu einer rhombischen Commissur, deren Ecken zwischen je zwei Saugnapfen liegen (tab. 1, fig. 3). Die Unrichtigkeit der Zeichnung ist augenfällig: sie zeigte, wenn sie richtig wäre, ein unter allen Cestoden ganz vereinzelt dastehendes Verhalten, lässt sich aber andererseits leicht auf den Nerventypus der *T. perfoliata* zurückführen, mit der ja die *T. mamillana* in allen Be-

ziehungen so viel Ähnlichkeit hat, wenn man die Unklarheit berücksichtigt, welche solche Querschnitte zeigen, wo bei ungenügender färbender Differenzierung das Parenchym und das Nervensystem nicht scharf zu unterscheiden sind. Hören wir erst, was ZSCHOKKE selbst sagt: „des angles du rhombe partent quatre nerfs qui se dirigent en avant vers le sommet du scolex en accompagnant le bouchon musculaire“. Auch hier ein leicht anders deutbares, in dieser Form unmögliches Verhalten, denn bei keinem Cestoden geht von jedem der Hauptlängsnerven, die doch in zwei der Rhombenecken münden, nur je ein Apicalzweig aus. ZSCHOKKE hat die Fasern der eigentlichen Commissur nicht verfolgen können; was er als Rhombus zeichnet, ist der von der polygonalen Commissur umschlossene Raum (daher musste er am Rand des Rhombus Nervenfasern verlaufen sehen), die in den Diagonalen verlaufende Haupt- und Kreuzcommissur sind ihm, mit dem Parenchym verschwimmend, entgangen. Nun erklärt es sich, warum aus den „Ecken“ die „vier“ Apicalzweige abgehen sollen, nur dass auf dem sehr engen Raum zwischen den Saugnäpfen, der bei *T. mamillana* naturgemäss noch kleiner, vielleicht sogar auch relativ enger ist, als bei *T. perfoliata* die beiden Apicalzweige in jeder Ecke, d. h. von jedem der Hauptlängsnerven und von jedem Paare der dorsalen resp. ventralen Längsnerven, dicht an einander gerückt, ihm als ein einziger Nerv erschienen. Dies über die Commissur und die Zahl der Apicalzweige; weiterhin sagt aber ZSCHOKKE: „arrivés au dessous de l'anneau aquifère, les quatre nerfs principaux longitudinaux forment une nouvelle commissure en anneau“. Diesem muss ich völlig widersprechen. A priori musste dies schon wegen der nahen Verwandtschaft mit *T. perfoliata* bezweifelt werden, ich habe aber auch selbst die Apicalzweige durchaus den gleichen Verlauf wie bei *T. perfoliata* nehmen sehen. Ein Nervenring ist mir sicher nicht entgangen, er fehlt absolut. Des völlig gleichen Verhaltens wegen, das *T. mamillana* hierin mit der eben genannten Tänie zeigt, gebe ich keine besondere Abbildung, die eine Wiederholung wäre. Auch KAHANE sah nichts von einer obern Commissur, die dem Rostellar-ring der Hakentänien entsprechen könnte.

Auch die Proglottidenkette zeigt, wie bei *T. perfoliata*, alle zehn Längsnerven und die geschlossenen, ringförmigen Commissuren von gleichem Typus bis in die reifen Glieder hinein. ZSCHOKKE hat zuerst eine Andeutung dieser Commissuren gesehen. Am Hinterende jeden Gliedes sah er einen feinen Nerven nach aussen und nach innen zu vom Hauptlängsnerven abgehen, konnte ihm aber nie mehr als ein

Fünftel der Proglottidenbreite verfolgen. Das gleichsam nach aussen verlaufende Ende geht hier zu den ebenso wie bei *T. perfoliata* hinter dem Hauptstrange gelegenen Begleitnerven; von diesen setzt er sich dann noch weiter nach aussen zu fort und bildet so den bei *T. crassicollis* erwähnten, zum Epithel abgehenden Nerven, der bei allen Tänien am Hinterende der Proglottis auftritt.

Abweichend von dem der *T. perfoliata* ist das Nervensystem der *T. mamillana* aber darin, dass hier in jeder Proglottis nicht eine bestimmte Anzahl von (drei) Commissuren verläuft; die Folge ist hier vielmehr unregelmässig und dichter, im Mittel kommen etwa fünf Nervenringe auf die Proglottis. Wie wir später sehen werden, vertritt die *T. mamillana* in Bezug auf dieses Commissurenwerk in den Proglottiden einen besondern Typus der Tänien, dem auch die

T. saginata

angehört.

Die Innervation des Scolex hat NIEMEC eingehend beschrieben, und so weit ich seine Angabe an zwei ungenügend erhaltenen Exemplaren controliren konnte, kann ich mich seiner Darstellung anschliessen. Die zehn Längsnerven setzen sich auch hier durch die ganze Proglottidenkette fort und sind in ihrem ganzen Verlauf durch ein ununterbrochenes Gitterwerk gleichmässig ausgebildeter Ringcommissuren verbunden, die in dichter Reihe einander folgen.

Von den Querschnitten der Längsnerven treten, da wo sie innerhalb der Commissur liegen, feine Nervenfasern radiär ab, wie Fig. 20 zeigt. Eine Zweitheilung der Längsmusculatur ist hier nicht mehr, wie bei *T. perfoliata*, vorhanden, und dem entsprechend verlor ich die feinen Aeste, ohne sie wieder zusammentreten zu sehen, bald aus dem Auge. Nur in der frontalen Mittelebene verhielt es sich anders. Hier verfolgte ich nach aussen zu von dem Hauptlängsnerven einen dünnen Nervenstrang auf eine längere Strecke hin parallel dem Hauptnerven. Durch feine Commissuren ist er mit diesem verbunden, und jede dieser Verbindungsfaser ist eine der radiär ausstrahlenden. Ich habe für diesen Längsnerven in meiner vorläufigen Mittheilung den Namen Aussen-nerv gewählt. Da diese eine Radiärfaser in einen Längsnerven führt, so möchte ich die Vermuthung aussprechen, dass auch die andern zu solchen führen und wir einen ganzen Ring solcher Aussenerven anzunehmen haben, die sich nur sehr schwer nachweisen lassen, da einigermaassen gut erhaltene Exemplare der Cestoden des Menschen so schwer zu beschaffen sind.

Suchen wir nach einem direct homologen Nerven bei den andern Tänien, so finden wir in der Literatur einen solchen nur bei *Moniezia expansa* (meine frühere Angabe betreffend *T. crassicollis* nehme ich zwar nicht direct zurück, bin aber an ihr zweifelnd geworden, so dass ich sie hier nicht heranziehe, da ich den Nerven auf spätern Präparaten nicht wiederfinden konnte, was andererseits bei so dünnen Fasern auch an der Schnittrichtung liegen kann). TOWER beschreibt einen Längsnerven, der nach seiner Zeichnung mit einem nach aussen gerichteten Stämmchen am Hinterende der Proglottis aus dem Hauptlängsnerven entspringt und diesem parallel zwischen ihm und dem Proglottidenrand nach dem Vorderende zu verläuft. TOWER lässt aber seinen „marginal nerve“ etwas vor der Mitte der Proglottidenlänge enden, und dies muss irrthümlich sein, zumal TOWER auf derselben Zeichnung auch andere, bedeutend dickere Nerven (die Medianen) nicht in ihrer ganzen Länge verfolgen konnte. Der „marginal nerve“ stimmt in seinem ganzen Verhalten so sehr mit dem Aussenerven der *T. saginata* überein, dass ich ihn ohne Zaudern über das von TOWER gesehene Maass bis an die vordere Proglottidengrenze verlängere, so dass auch hier ein continuirlicher Nerv entsteht, wie ich ihn bei *T. saginata* über die Proglottidengrenze hinaus aus einem Glied in das andere verfolgen konnte. Dann würde er also auch nicht, wie TOWER glauben musste, aus dem Hauptnerven am Hinterende jedes Gliedes entspringen und einen ganz seltsamen Verlauf nach vorn zu nehmen, sondern nur wiederholt mit dem Hauptlängsnerven in Verbindung treten. Sein Ursprung aus dem Hauptnerven ist jeden Falls weit nach dem Scolex zu zu verlegen, und von dort schlägt er die gewöhnliche Richtung nach dem Hinterende ein.

T. elliptica (cucumerina).

Die enormen Schwierigkeiten, welche die Kleinheit des Scolex der Untersuchung bereiten, hat schon NIEMEC hervorgehoben. Ich meinerseits kann seinen Befunden im Scolex nur Weniges hinzufügen. Der Rostellarring bildet sich, meinen Erfahrungen nach, nicht in der Weise, die NIEMEC durch die punktirten Linien andeutete, wohl um die Analogie mit *T. coenurus* herzustellen: die Apicalzweige steigen hier, ganz wie bei den andern von mir untersuchten Tänien, alle einzeln zum Rostellarring empor, ohne dass je ein Apicalzweig der Hauptnerven mit je einem der medianen Nerven verschmilzt. Mir kommt dieses Verhalten für Tänien überhaupt problematisch vor, und wenn ich auch die *T. coenurus* nicht selbst nachuntersucht habe, so scheint

nir doch auch hier NIEMEC's Schilderung von dem Entstehen des Rostellarrings zweifelhaft.

„Maintenant, que peut-on dire des filaments qui chez le *Taenia coenurus* partent de l'anneau nerveux et longent les faces larges des proglottides? Ils ont presque complètement échappé à mes investigations, sauf en deux endroits, où je crois pouvoir admettre leur existence.“ Diesen Satz von NIEMEC möchte ich erweitern. Bei Anwendung geeigneterer Untersuchungsmethoden lassen sich die hier gemeinten medianen Längsnerven ausser in ihren apicalen Verlängerungen auch nach unten zu von der Hauptcommissur durch die ganze Proglottidenkette verfolgen, so dass auch hier überall alle zehn Längsnerven vorhanden sind. Noch mehr — auch das Commissurenwerk, das ich in den Gliedern aller bisher beschriebenen Tänien fand, fehlt hier nicht.

Fig. 19 zeigt eine reife Proglottis im Flächenschnitt, der recht oberflächlich gehend die Grenze der innern Transversalmusculatur und der Längsnerven trifft, Fig. 18 einen Sagittalschnitt durch ein gleiches Glied. Der Flächenschnitt zeigt den einen der beiden Mediannerven einer Fläche und von ihm abgehend feine Querfasern, die einerseits zum andern Mediannerven der Seite, andererseits zu dem Begleitnerven verlaufen — es entsteht also der schon öfters beschriebene cylindrische Nervenmantel. Obgleich die Feinheit dieser Fasern der kleinen Tänie die Untersuchung nicht zu vollkommenem Abschluss gelangen liess, glaube ich, dass hier ein Netzwerk wie bei *T. crassicollis*, nicht ein regelmässiges Leiterwerk von Ringen vorhanden ist. Der Sagittalschnitt zeigt uns dann diese Maschenfasern oder vielmehr ihre Querschnitte. Es sind nur diejenigen eingezeichnet, die ich absolut sicher sah; es sind ihrer naturgemäss auf einer solchen Strecke bedeutend mehr.

T. solium.

Es hält heute sehr schwer, *T. solium* hier in Königsberg zu erhalten, und ich verfügte im Ganzen nur über einen einzigen Scolex; die zugehörigen Proglottiden waren recht stark, wohl schon im Darm macerirt, während für feinere Nervenuntersuchungen eine weitgehende Erhaltung nothwendig ist.

Der Scolex ist in seiner Innervation mit dem der *T. crassicollis* fast vollkommen identisch, Abweichungen kommen nur beim Rostellarring vor: dieser schliesst sich in seinem Aufbau dem für *Cysticercus tenuicollis* geschilderten Verhalten an. Aus dem Apicalring steigen feinere Fasern nach oben zu auf, doch konnte ich den Apical-

ring selbst nicht finden, was ich aber dem mangelhaften Erhaltungszustande zuschreiben möchte.

In den Proglottiden sind alle zehn Längsstämme vorhanden; weitere Einzelheiten konnte ich nicht mehr constatiren.

T. struthionis.

Von principiellern Interesse musste das Verhalten des Nervensystems bei der *T. struthionis* sein, die mir in zahlreichen, doch nicht sonderlich gut conservirten Exemplaren zur Untersuchung vorlag, als einziger Vertreter der Vogeltänien unter den untersuchten Arten. Das Nervensystem ist hier recht wenig scharf vom Parenchym geschieden, Muskelfasern, Parenchymzellen dringen vielfach und tief ins Nervensystem ein — das Verhalten erinnert hierin mehr an die folgenden



Fig. D. *Taenia struthionis*, Querschnitt in der Höhe der Hauptcommissur. Die von den Mediannerven *MN* kommenden Nerven münden einzeln in die Hauptcommissur; in 1 ist der gesonderte Faserverlauf der Kreuzcommissur innerhalb der Hauptcommissur angedeutet. *HN* Hauptnerv, *HC* Hauptcommissur.

Bothriocephalen als an die typischen Tänien. Wenn ich hingegen das Nervensystem im Scolex allgemein charakterisiren soll, so muss ich es ganz in die Nähe der *T. perfoliata* stellen, bis auf die Variation, welche das Hinzukommen eines Rostellums bedingt.

Die Querschnitte (Fig. D) durch die Hauptcommissur, welche hier entsprechend der Kürze des Scolex sehr weit nach oben verlagert ist, ähneln sehr denen der *T. perfoliata*: die gleiche Form der Commissur, dasselbe einzelne Einmünden der von den Mediannerven herantretenden Nervenbahnen, doch ist eine Duplicität der Commissur hier nicht vorhanden. Die acht Apicalzweige steigen nur wenig empor, um sich dicht unter dem Rostellum zu dem Rostellarring zu vereinigen (Fig. 21 im Sagittalschnitt). Der Erhaltungszustand liess ein weiteres Ver-

folgen über den Rostellarring nicht zu. Die Saugnapfnerven gehen, dem allgemeinen Verhalten entsprechend, von der Haupt- resp. der polygonalen Commissur und dem Rostellarring ab.

Nach unten zu zählt man alle zehn Längsstämme, von denen die Begleitnerven hier den normalern Raumverhältnissen entsprechend in typischer Lagerung neben den Hauptlängsnerven verlaufen. Es kommen, wie Fig. 21 zeigt, alsbald secundäre Längsfasern hinzu, die unter einander und mit den zehn primären Längsstämmen durch Commissuren in Verbindung treten, genau wie bei *T. crassicollis*, nur dass hier nicht Anfangs regelmässige Quercommissuren auftreten, sondern von Anfang an nur ein unregelmässiges Netzwerk vorhanden ist. Ob hier auch die für *T. perfoliata* typischen Aussennerven vorhanden sind, konnte ich nicht constataren, doch ist es der Anordnung der Musculatur nach wahrscheinlich.

Die Literatur über das Nervensystem der Tánien bis 1885 hat NIEMEC in seiner Arbeit „Recherches sur le système nerveux des Ténias“ zusammengestellt und besprochen; es erübrigt mir also nur noch, die seitdem erschienenen Arbeiten durchzugehen, so weit sie nicht schon erwähnt sind. In Betracht kommen eigentlich nur die Arbeiten von KÖHLER, TOWER und ZSCHOKKE.

KÖHLER fand bei *T. expansa* „am hintern Rand einer jeden Proglottis direct unter der Queranastomose der beiden grössern Gefässstämme einen kräftigen Nerven verlaufen, welcher die beiden Längsnerven auf der dorsalen Seite verbindet und so eine Commissur darstellt“. Die Beobachtung stimmt mit meinen Resultaten an andern Tánien vollkommen überein, nur dass man erstens mit Sicherheit annehmen kann, dass der dorsalen auch eine ventrale Commissurenhälfte entspricht, und die Ringcommissur am Hinterende des Gliedes auch sonst nicht die einzige Verbindung zwischen den Längsnerven ist. Irrthümlich hingegen ist die Deutung der Abbildung fig. 21, wie sie KÖHLER giebt. Das parallel der Wassergefässcommissur unterhalb derselben gezeichnete Faserbündel ist hier ganz fälschlich als Nerv gedeutet. Es ist dies nichts anderes als die Proglottidengrenze, wie ich mich öfters an ähnlichen Präparaten nach eigenem Irrthum überzeugen musste; das Bild kann bei schwächern Vergrösserungen leicht täuschen. Die Commissur kann das gar nicht sein, denn auf fig. 20 verläuft diese auf einem Niveau mit der Wassergefässanastomose und ausserhalb der innern Transversalmuskeln, ganz wie in allen von mir oben

beschriebenen Fällen; nach fig. 21 würde sie erstens tiefer, zweitens aber im Mittelfeld verlaufen, was jenem direct widerspricht.

TOWER beschreibt Nervencommissuren aus den Proglottiden von *T. (Moniezia) planissima* und *expansa*. Er hat schon viel mehr gesehen als KÖHLER. Er verfolgte die Commissuren am Hinterende des Gliedes um die ganze Proglottis herum und fand, dass die Mediannerven in den Commissuralring mit eingeschlossen sind. Seinen „marginal nerve“ besprach ich schon gelegentlich bei der *T. saginata*. Feine Nervenfasern beschreibt er auch im Mittelfeld, von den Hauptlängsstämmen ausgehend und nennt sie Genitalnerven. Aehnliches sah ich zwar nicht bei Tänien, wohl aber, wie weiter unten ersichtlich, bei Bothriocephalen. Warum aber nur jedem einzelnen kleinen Stamm einen besondern Namen geben? Man stiftet dadurch nur Verwirrung, statt die erstrebte Klarheit zu erzielen. Unberechtigt ist es, die Schnittpunkte der Ringcommissur mit den dorsalen und ventralen Nerven als „rechtes dorsales Ganglion“ und dem entsprechend weiter zu benennen; die unbedeutende Verdickung entsteht einfach durch die Vereinigung der doppelten Nervenfasermasse an diesem Punkte, ganglionären Charakter hat sie absolut nicht. Dass seine „connectives“ nichts anderes sind und sein können als die medianen Längsnerven, die er nur auf einem Theil ihres Verlaufes sah, nimmt er selbst an. Unglaublich ist mir der kurze Nerv, der nach innen zu von jedem der Wassergefäßstämme die Commissur in dorsoventraler Richtung schliesst, so dass das Wassergefäß in einem Nervenring liegt: bei keiner andern Tänie, ja überhaupt bei keinem Cestoden mehr habe ich ein ähnliches Verhalten, dessen Zweckmässigkeit man sich auch nicht erklären könnte, je gesehen, finde auch keine zweite Literaturangabe der Art, und ich möchte diesen Nervenring um das Wassergefäß für recht zweifelhaft auch für die genannten Tänien erklären; er bedarf noch durchaus weiterer Bestätigung.

Die umfassendste Arbeit über Tänien seit 1885 sind ZSCHOKKE's „Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes“; mit den hier gegebenen Daten über das Nervensystem einer Reihe von Tänien kann ich mich nicht durchgehends einverstanden erklären, während Manches zwar richtig, aber unvollständig gesehen ist. Auf einige Punkte, *T. mamillana* betreffend, habe ich bereits oben hingewiesen und die Ungenauigkeit der Beobachtung gezeigt. Ich weiss nicht, in wie weit dies auch für *T. relictæ* der Fall ist, deren Kleinheit ZSCHOKKE selbst betont; die von ihm gegebene Beschreibung des Nervensystems weicht jeden Falls so sehr von Allem, was wir sonst

von Tänien kennen, ab, dass ich die Richtigkeit sehr in Zweifel ziehen muss, ebenso wie die gleiche Schilderung der Verhältnisse bei *T. expansa*. ZSCHOKKE schildert den Verlauf der Nerven, wie folgt: „De la commissure partent huit nerfs, dont quatre dans le plan transversal, chacun d'eux étant situé dans l'espace compris entre deux ventouses. Arrivés en dehors, dans l'espace compris entre les bords externes des ventouses, ces quatre nerfs se recourbent en haut et se dirigent vers le sommet du scolex. Les quatre autres nerfs, placés perpendiculairement sur ceux, que je viens de mentionner, se dirigent en avant le long des quatre faces du rostellum. . . . Dans le sommet du scolex les huit nerfs paraissent se réunir de nouveau en une large masse nerveuse, située au dessus des deux lacets vasculaires“. Das „paraissent“ zum Schluss giebt zu denken; die Untersuchung war also keine erschöpfende, und daher eine Beschreibung, die allen Zweifel erregt. ZSCHOKKE betont selbst, dass im vordern Theil das Gewebe sehr fein ist, viele, den Nervenelementen ähnliche Zellen enthält, welche Nervenuntersuchungen sehr erschweren. Er hat hier weder die Begleitnerven gesehen, noch erwähnt er nur mit einem Wort der Mediannerven, während man mit aller Gewissheit annehmen kann, dass beide Arten von Längsstämmen vorhanden sind, insbesondere gar im Scolex und Collum. Wie soll man sich den Abgang der merkwürdigen Apicalzweige vorstellen? In welchem Verhältniss zu den Hauptstämmen und den Mediannerven könnten die je zwei hinter einander aufsteigenden Apicalzweige in jedem Zwischenraum zwischen zwei Saugnäpfen stehen? Man kann sich nach der Beschreibung davon absolut kein Bild machen. Die constante Durchführung gleicher Principien lässt sich im Nervensystem aller sonst untersuchten Tänien nachweisen, und daher muss ich betreffs dieser unklaren Angabe über die Verhältnisse im Scolex von *T. relictæ* und *T. expansa* die schwersten Bedenken aussprechen.

Bei *T. litterata* findet ZSCHOKKE in den Proglottiden nur die beiden Hauptlängsnerven, im Scolex dagegen einen mit geringen Abweichungen dem gewöhnlichen Typus entsprechenden Verlauf der Nerven. Auch hier sieht er nur vier Apicalzweige — ein Verhalten, von dem ich behaupten möchte, dass es ebenso wenig bei Tänien vorkommt wie das Fehlen der andern acht Längsnerven in den Proglottiden. Für *T. litterata* ist aber ein solches Abweichen von der Norm am wenigsten anzunehmen, da sie, nach ZSCHOKKE, die Apicalnerven noch über den Rostellarring hinaus verlängert zeigt, wenn auch ein Apicalring nicht erwähnt wird.

Bothriocephalus hians.

Bezüglich der ganzen Vorgeschichte unserer Kenntniss vom Nervensystem der Bothriocephalen verweise ich auf NIEMEC und seine Arbeit 1888. Zu meinem Bedauern konnte ich nicht die gleichen Objecte -- *Bothriocephalus latus* und *punctatus* -- untersuchen wie NIEMEC, was mir um desto wünschenswerther schien, als ich in Manchem zu abweichenden Resultaten gelangte. Immerhin bieten aber die von mir untersuchten *B. hians* und *B. rugosus* unter einander und zugleich mit jenen von NIEMEC beschriebenen Arten so viele Annäherungspunkte und Uebereinstimmung, dass auch so eine kritische Vergleichung möglich sein wird.

Bei *B. hians* gestattet der recht grosse Scolex eine genauere Untersuchung. Die Hauptcommissur verbindet die beiden Hauptlängsstämme ganz weit vorn, etwa nur $\frac{1}{3}$ mm vom Vorderende entfernt. Sie ist aber nicht der vorgeschobenste Theil des Nervensystems. Von den Anschwellungen der Hauptnerven in der Commissurenhöhe steigen zwei, mit einer Wurzel entspringende Apicalzweige nach der Spitze des Scolex auf, und je zwei derselben treten durch ein der Hauptcommissur parallel verlaufendes Connectiv in Verbindung. Als Nervenring kann ich diese obere Verbindung auf Grund meiner Präparate nicht bezeichnen, da sich zwar die Spitzen der Apicalzweige einander oft auf kürzeste Entfernung nähern, so dass sich der Ring zu schliessen scheint, ich aber doch nie Nervenfasern zwischen den Enden der Apicalzweige constatiren konnte.

Verfolgen wir nun eine Schnittserie von vorn nach hinten, so sehen wir von der gemeinsamen Wurzel der Apicalzweige, kurz bevor die Hauptcommissur auftritt, vier Nerven, und zwar zwei seitwärts und zwei rückwärts jederseits abgehen, um gleich darauf nach unten umzubiegen und dem Hauptlängsnerven parallel zu verlaufen. Auf der Höhe der Hauptcommissur angekommen, finden wir also bereits alle zehn Nerven vor. Bis hierher würden meine Befunde über *B. hians* sich ungefähr mit NIEMEC's Darstellung der *B. latus* decken, kleine Verschiedenheiten in den obern Connectiven sowie die Erklärung des Entstehens der Nervenpaare ausgenommen. NIEMEC lässt sie erst nach oben verlaufen und dann umbiegen: ihr Abgang aus der obern, ausgezogenen Spitze der Hauptnervenganglien mit normalem, nach kurzem, horizontalem Verlauf gleich rückwärts gerichtetem Gang erklärt, ich glaube, zur Genüge die Quelle jenes Fehlers. — Die zehn Längsnerven erstrecken sich durch den ganzen

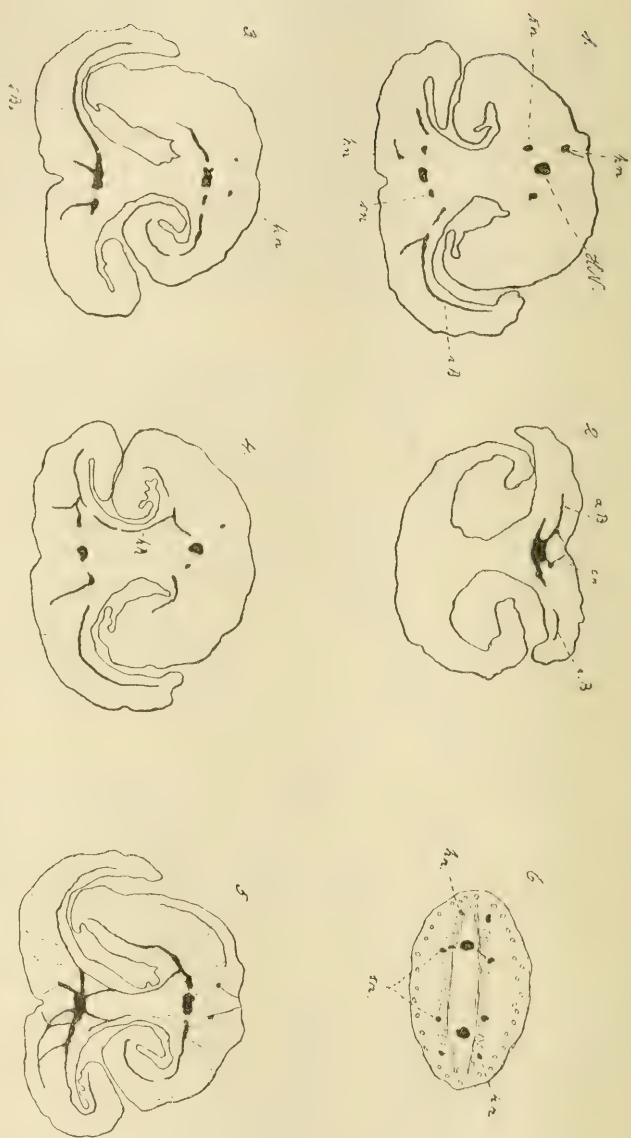


Fig. E. *Botrioccephalus hians*. 1—4 Querschnitte durch den Scolex: *HY* Hauptnerv, *hn* hintere Nebennerven, *sn* seitliche Nebennerven, *aB* äussere Bogenerven, *bB* innere Bogenerven, *cn* convergirende Fasern von den hintern Nebennerven, *hR* eine Hälfte des die beiden Hauptnerven verbindenden Hauptringes. 5 Schematische Reconstruction eines vollen Querschnittes. 6 Schnitt durch das Collum; Buchstaben wie in 1.

Scolex und lassen sich weit ins Collum hinein verfolgen. In der ganzen Länge des Scolex nun von der Hauptcommissur an sind sie durch ein reiches Commissurenwerk mit einander verbunden, dessen Spuren an einigen Stellen NIEMEC bereits gesehen hat.

Legen wir einen Querschnitt unterhalb der Hauptcommissur durch den Scolex, so sehen wir Bilder, wie sie uns Fig. E zeigt. Die Sauggruben schneiden äusserst tief in den Scolex ein, so dass nur ein schmales Septum sie scheidet. Auf jeder Seite der Brücke liegt ein Querschnitt durch einen Hauptlängsnerven, um welchen je vier Nervenquerschnitte gruppiert sind: je zwei liegen seitlich nach den Sauggruben zu, die zwei andern in der Frontalebene des Scolex, nach hinten zu vom Hauptnerven verschoben. Dieser letztere tritt nun durch eine Commissur mit den seitlichen Stämmen in Verbindung. Von diesen geht das Connectiv weiter zum innern Rand der Sauggrube und folgt dem Rand einerseits bis zur Spitze der Sauggrubenwandung, geht andererseits durch das Septum in die andere Hälfte des Scolex hinüber, um sich mit dem gleichnamigen seitlichen Nebennerven und durch diesen mit dem Hauptnerven in Verbindung zu setzen; ein Nebenast vom seitlichen Nerven geht auch hier längs der Sauggrubenwandung bis zur Spitze. Da sich auf der andern Seite des Scolex dasselbe Verhalten in der gleichen Höhe verfolgen lässt, so ist hier also eine geschlossene Commissur vorhanden, welche sechs der Längsnerven in ihren Verlauf einschliesst und aus zwei congruenten Hälften, einem dorsalen und einem ventralen Connectiv, besteht.

Tritt nun diese Commissur mit dem Hauptnerven, wie eben gesagt, durch Vermittlung der seitlichen Nebennerven in Verbindung, so gehen zu ihr andererseits auch directe Nervenfasern von dem Hauptlängsnerven ab, die sich mit den an der Innenwand der Sauggruben im Septum verlaufenden Connectiven vereinigen. Wir haben also als Resultat zwei in einander geschachtelte, geschlossene, polygonale Commissuren; die eine, äussere, schliesst die Hauptnerven und seitlichen Nerven ein, die zweite, innere, verbindet die beiden Hauptlängsnerven unmittelbar. Gemeinsam haben beide Commissuren die beiderseits dicht unter der Subcuticula der Sauggrubenwandung das Septum durchziehenden Verbindungsnerven.

Hinter den Hauptlängsnerven verlaufen in geringem Abstand die beiden andern Nervenpaare, die hintern Nerven. In der Höhe der Commissur verbinden sie sich nun mit dem Hauptlängsnerven durch zwei gesonderte Fasern, ohne selbst mit einander in Verbindung zu treten, und entsenden dann, dem an der Innenwand der Sauggrube

vom seitlichen Nebennerven abgehenden Zweig entsprechend, einen bogenförmigen Nerven parallel der Aussenseite der Sauggrubenwandung. An der Spitze der Grubenwand nähern sich die beiden Bogennerven einander, gehen aber nicht in einander über, sondern gehen, sich sehr verdünnend, in dem subepithelialen Gewebe verloren. Der äussere Bogennerve tritt nun mit dem innern mehrfach in Verbindung. Auf den Verbindungsnerve zwischen den hintern Längsstämmen und dem Hauptnerven folgt ein zweiter zwischen äusserm Bogennerve und seitlichem Längsnerv, wenig weiter konnte ich directe Verbindungen beider Bogennerven constatiren, und wenn auch diese feinsten Fasern dem Auge in dem schüttern, von den dunkel gefärbten Gewebstheilen stark durchsetzten Gewebe leicht entgehen, so glaube ich doch für den ganzen Verlauf der Bogennerven das wiederholte Auftreten solcher quer verlaufenden Commissuren annehmen zu können.

Erwähnen wir noch, dass die hintern Längsstämme ausser den äussern Bogennerven noch einen zweiten, kurzen Nerven nach der andern Seite zu abgeben, der, mit dem gleichen Ast des andern hintern Nerven convergirend, aber nicht verschmelzend zur Subcuticula aufsteigt, so sind alle auf dem Querschnitt erscheinenden Nerven genannt. Nicht alle hier genannten Nerven zeigen sich auf demselben Schnitt gleich scharf, daher gebe ich in Fig. E einige auf einander folgende Schnitte und daneben eine schematisch aus diesen reconstruirte Gesammtdarstellung.

Dieses Commissurenwerk, das NIEMEC nur zum Theil voraussetzte, kehrt im Scolex über einander viele Male wieder: über wenige Schnitte trifft man immer wieder das gleiche Bild, und nach ungefährrer Schätzung (die Zahl ist durchaus nicht constant) mögen etwa zwanzig solcher Commissurencomplexe unter der Hauptcommissur im Scolex liegen.

Beim Uebergang in das Collum bleiben alle zehn Längsstämme erhalten, Commissuren lassen sich aber nicht weiter feststellen. Ich glaube jedoch nicht, dass sie hier fehlen, und wenn ich sie weder hier noch in der Gliederkette sehen konnte, so liegt das einerseits an der äusserst geringen Differenzirung des Nervensystems, welche selbst compactere Massen sich wenig scharf vom Parenchym abheben lässt, andererseits an der starken Längsmusculatur, deren einzelne Bündel dicht an die innern Transversalmuskeln herantreten.

Die zehn Längsnerven nehmen in ihrem weitem Verlauf eine etwas andere Lagerung ein als im Scolex. Die hintern Nerven treten etwas seitlich nach vorn, so dass sie etwa die Lage der Begleitnerven bei *T. perfoliata* einnehmen; die seitlichen Längsnerven hingegen

rücken von den Hauptstämmen weit nach der Mitte ab und liegen nun zwischen innern Transversalmuskeln und Längsmuskeln an der Stelle der typischen medianen, d. h. dorsalen und ventralen Nerven. In wie weit sie aber mit diesen, die hintern Nerven mit den Begleitnerven identificirt werden dürfen, darauf komme ich im vergleichend-anatomischen Theil noch zu sprechen.

B. rugosus.

Wie die Tänien, so wahren auch die Bothriocephalen unter einander den gemeinsamen Typus im Aufbau des Nervensystems, und ich kann das meiste von *B. hians* Gesagte direct für *B. rugosus* in Anspruch nehmen. Nur in einem Punkte weichen sie von einander ab: während *B. hians* ausser den seitlichen Nerven auch hintere hat, hat *B. rugosus* nur seitliche Nebennerven, zwei Paar jederseits, d. h. die hintern Nerven sind hier zwischen den Hauptnerven und die eigentlich seitlichen eingerückt und haben diese nach aussen zu verschoben, was hier eben die weit geringere Einbuchtung der Sauggrube gestattet. Die Ringcommissur verläuft dem entsprechend bei *B. rugosus* durch alle zehn Nerven: von den Hauptnerven durch die eingerückten hintern zu den seitlichen, die fast alle drei in einer Linie liegen. Die äussern Bogennerven sind auch hier vorhanden, gehen aber unmittelbar vom hintern Rand der Hauptnerven ab, ohne andere Längsnerven zu durchqueren; sie geben auch hier den kurzen, mit dem andern Nerven derselben Seite convergirenden Zweig ab und verbinden sich mit dem innern Bogennerven wie bei *B. hians*. Dass im Collum des *B. rugosus* wegen der seitlichen Verschiebung der hintern Stämme die den Begleitnerven entsprechenden Nerven nicht die Lagerung nach hinten zu, wie bei *T. perfoliata*, sondern die mehr seitliche, wie bei *T. crassicolis* einnehmen, ist selbstverständlich.

Solenophorus megalcephalus.

Die Angaben über das Nervensystem des *Solenophorus*, die wir haben, sind z. Th. recht widersprechend und schwer zu vereinigen. MONIEZ stellte zuerst die nervöse Natur der Stränge fest, die POIRIER noch für Excretionsgefässe gehalten, ROBOZ aber gab als Erster eine eingehende Schilderung des Nervensystems. Seine Arbeit blieb in den Anfängen stecken, trifft aber so weit ungefähr das Richtige; grössere Irrthümer liefen GRIESBACH unter, den dann CRETY corrigirte, welcher zugleich die beste der vorhandenen Darstellungen gab, wenn sie auch nicht fehlerfrei und erschöpfend ist. Anstatt hier CRETY's Befunde

zu recapituliren und zu verbessern, will ich lieber meine eigenen in toto zusammenstellen, hieran eine Kritik der Angaben CRETY's knüpfend.

Die Sauggruben der Bothriocephalen haben bei *Solenophorus* eine tief gehende Veränderung erlitten: die flachen Sauggruben sind mit ihren äussern Rändern zu einem langen, cylindrischen Saugrohr verwachsen, an dessen beiden Enden sich dann, der veränderten Function entsprechend, je ein starker Sphinkter bildete. Wie bei *B. hians* wurde dabei durch die tief einschneidenden Sauggruben der solide Theil des Scolex auf ein schmales Septum beschränkt. Die Fläche des Septums entspricht der Frontalebene der Proglottidenkette.

Aus dem Collum steigen zwei mässig stark entwickelte Längsnerven im Septum empor. Nach oben zu convergiren sie, so dass sie kurz unter dem Vorderende, wo die Hauptcommissur sie verbindet, nur noch wenig von einander entfernt sind. Die Commissur ist in Folge dessen kurz und, bei hohem Reichthum an Ganglienzellen, sehr hoch; sie liegt ungefähr in der gleichen Höhe mit dem untern Rand der vordern Sphinkteren. Die Verbreiterung der Hauptnerven vor der Commissur ist nur ganz unbedeutend, so dass keine eigentlichen ganglionären Anschwellungen derselben vorhanden sind.

Von den Enden der Hauptnerven nun gehen zu den Saugröhren hin mehrere Aeste ab, alle dicht über einander geordnet; wenn auch unregelmässig auftretende kleinere Zweige accessorisch mitlaufen können, so sind doch immer drei als constante, starke Commissuren zu nennen.

Der oberste Ast geht bogenförmig nach oben (Fig. 24). Er tritt an den untern Rand des Sphinkters heran, umkreist diesen als dicker Ringnerv und kehrt auf der andern Seite ebenso zum Hauptnerven zurück; weniger aufwärts gerichtet ist der zweite Nerv, der ebenfalls an den Sauggruben-Sphinkter herantritt. Der Nervenring um den letztern ist nun nicht so ganz einfach gebaut, wie CRETY meint. Von dem Ringnerven der ersten, obersten Commissur spalten sich vielmehr dünne, alsbald einen parallelen Verlauf nehmende Nebennerven ab, die weiterhin wieder in den Hauptring einmünden, und ihnen schliesst sich der zweite vom Hauptnerven kommende Ast an. Als Resultat sehen wir über und unter dem Hauptringnerven zahlreiche anastomosirende, mehr oder weniger vollkommene Ringe zweiter Ordnung, von denen sich mancher um einen grossen Theil des Sphinkters ununterbrochen herum verfolgen lässt. Dieser complicirtere Bau giebt auch in einem andern Punkte Anlass zur Berichtigung: die Ringcommissur um den Sphinkter ist nicht nach innen zu offen, wie CRETY angibt, denn wenn auch der starke Ringnerv den Innenrand der Saugröhre offen lässt, so dass er mit der

Hauptcommissur eine regelrechte Acht beschreibt, so ist dieser Theil des Saugröhrenrandes durch die dünnern Ringnerven vollkommen umgeben, und das Vorderende jeder Saugröhre ist mithin am untern Sphinkterrand von einem völlig geschlossenen Nervenring umgeben.

Fig. 25 zeigt noch einen dünnen Verbindungsast, der oberhalb der Hauptcommissur die beiden seitlich aufsteigend zu den Sphinkteren führenden Nerven verbindet.

Ein Querschnitt (Fig. 29) der noch oberhalb der Hauptcommissur durchgelegt ist (er ist schief gegangen), weist noch eine weitere Verbindung zwischen den Nerven der Saugröhren auf. Die dünnen Ringnerven um dieselben sind durch eine feine, kreuzförmige Commissur verbunden, deren Centrum oberhalb der Hauptcommissur liegt.

Nennen wir noch diejenigen Nerven, die vom Hauptring meridional um den Sphinkter aufwärts verlaufen, und zwar auf dem ganzen Umkreis derselben (Fig. 24 u. 25 zeigen zwei dieser Nerven an der Innenseite des Sphinkters), so bleiben nur noch jene feinen Nervenfasern zu erwähnen, die vom Ring senkrecht nach innen zu abgehen und direct in die Musculatur des Sphinkters eindringen. Ihnen entsprechen dünne Fasern, die in entgegengesetzter Richtung in das Parenchym ausstrahlen und nach kurzem Verlauf verschwinden.

Wir wenden uns jetzt den Nerven zu, welche, vom Rundnerven ausgehend, die betreffende Saugröhre versehen.

Der untere Rand der Rundnerven entsendet zum Theil direct, zum Theil durch Vermittlung der dünnen Parallelfasern nach unten und zu der Saugröhrenwand parallel eine grössere Anzahl von Längsnerven; in einem grossen Scolex zählte ich deren bis zwei Dutzend und mehr. Die Nerven, welche den subcuticulären Ringmuskeln dicht aufliegen, verlaufen in gerader Linie bis zum hintern Sphinkter, biegen hier etwas von der innern Saugrohrwand fort, um den weitem Weg quer durch die Muskelmasse des Sphinkters zu nehmen, und verlaufen dann bis an das hintere Ende der Röhre. Diese Fasern nenne ich die innern Saugrohrnerven. Auf sie bleibt das Nervensystem der Saugröhre aber nicht beschränkt. Von demselben Rundnerven geht eine zweite Art von Fasern ab, die, wie Fig. 24 (*al*) zeigt, gleich beim Austritt aus dem Rundnerven weit nach aussen abbiegt. Diese Fasern treten zwischen den Aussenrand des Scolex und den äussern Wassergefäßplexus und verlaufen hier, der äussern Längsmusculatur aufliegend, bis zum hintern Sphinkter, hinter welchem sie dann mit dem innern Saugrohrnerven verschmelzen (Fig. 24). Dass auch zwischen diesen äussern Saugrohrnerven und den innern noch Längsfasern ver-

laufen, scheint Fig. 24 anzudeuten; diese sind aber schon von so excessiver Feinheit, dass ich sie nicht mehr mit Sicherheit constatiren konnte. Nur eine Vergoldung könnte hier Aufschluss geben, und die war bei dem Alkoholmaterial unmöglich gewesen. Ebenso wenig kann ich stricte behaupten, dass die äussern und innern Saugrohrnerven durch radiäre Commissuren in Verbindung treten, wie es mir manchmal den Anschein hatte.

Die innern Saugrohrnerven haben sowohl ROBOZ als auch CRETY schon gesehen. ROBOZ schildert das Verhalten aber unrichtig, indem er von einem „Nervengeflecht“ spricht. Seine Abbildung fig. 10 auf tab. 17 zeigt denn auch, dass er nur unklare Bilder hatte: in seinem vollkommen regellosen Netzwerk prävaliren streckenweise die längs verlaufenden Fasern um ein Bedeutendes — es sind dies einfach Stücke der continuirlichen Längsstämme; die Lage „unter den Matrixzellen der Cuticula“ würde damit übereinstimmen. CRETY beschreibt das Verhalten anders: „verso la metà circa di questo anello (des Rundnerven) e della sua parte inferiore si staccano lunghi e delicati ramuscoli, in numero variabile 4 o 5 circa, che decorrono parallelamente alla subcuticola interna della porzione ampolliforme della ventosa“. Er hat also die innern Saugrohrnerven als solche erkannt, verfolgt sie aber nur bis vor den untern Sphinkter, wo sie in der Musculatur eben schwer nachweisbar sind. Von einem Netz spricht er nicht, überhaupt von keiner Verbindung der Längsfasern: ich muss mich hierin aber ROBOZ nähern, denn die Nerven treten in der That mit einander durch feine Commissuren in Verbindung, die ein langgestrecktes, unregelmässiges Maschenwerk zwischen den innern Saugrohrnerven bilden — so erklären sich denn die Bilder von ROBOZ vollkommen.

Nicht zugeben kann ich dagegen das Vorhandensein eines andern Ringnerven, einer schief verlaufenden Schleife, die nach CRETY die Saugröhre umgiebt. „Da uno di questi nervi (die innern Saugrohrnerven) ha origine l'altro anello nervoso che circonda la ventosa al di dietro del anello principale; questo secondo anello sottilissimo e non sempre facilmente distinguibile, potrà chiamarsi nervo secondario della ventosa.“ Diese Angabe beruht auf einem Irrthum, den die Schnittbilder allerdings leicht suggeriren. Diese schiefe Schleife, ein vergleichend-anatomisch absolut unbegreifliches Gebilde, ist denn auch nur „non sempre facilmente distinguibile“ — es ist nämlich nur eine Combination aus einem der nicht immer genau senkrecht nach unten abgehenden innern Saugrohrnerven und einigen Commissuralfasern auf jeder Seite der Saugröhre. Als gesondertes, constantes Gebilde existirt der „nervo secondario“ nicht.

Die innern Saugrohrnerven sind nicht alle von gleicher Stärke.

Meist sind es sehr dünne Fasern von 4—5 μ Dicke, und nur zwei Stämme, die jederseits an der innern, ans Septum grenzenden Seite der Röhre verlaufen, sind von bedeutend grösserem Durchmesser; man sieht sie auch im Querschnitt als starke, helle Fasern. Der eine derselben ist in Fig. 25 im Flächenschnitt getroffen. Oben entspringt er, wie alle andern, aus dem Rundnerven, weiterhin tritt er aber, wie Fig. 25 zeigt, mit dem dritten der von Hauptlängsnerven in Commissurenhöhe abgehenden Nervenstränge in Verbindung. Er erhält hierdurch einen von den andern Saugrohrnerven differenten Charakter und zeigt durch die directe Verbindung mit der Commissur seine Zugehörigkeit zum primären centralen Nervensystem, während die andern Längsnerven des Saugrohres secundäre Bildungen vom Rundnerven aus sind. Auch in seinem weitem Verlauf verbinden ihn mehrere, das Parenchym des Septums quer durchsetzende Nervenfasern mit dem Hauptlängsnerven (Fig. 25).

Im Scolex lassen sich Begleitnerven nicht nachweisen; sie sind nicht vorhanden. Wenn sich auch stellenweis (Fig. 24) ein dünner Ast vom Hauptlängsnerven abzweigt (BN), so kehrt er doch nach kurzem Verlauf wieder in diesen zurück.

Betrachten wir nun einen Querschnitt durch das Collum, so sehen wir die Längsmusculatur so mächtig in dem verschmälerten runden Hals auftreten, dass sie alles Andere verdeckt und nur die beiden Hauptlängsnerven sehen lässt. Es sind aber noch andere Nerven vorhanden, wie sich z. Th. beweisen, z. Th. schliessen lässt.

Legt man durch das hintere Scolexende sehr schief zur Längsaxe gerichtete Schnitte, wie einer in Fig. 27 abgebildet ist, so dass die Schnitte den hier um die Ecke ins Collum biegenden Längsmuskeln parallel gehen, so sieht man äusserst feine Nervenfasern, die unter sich durch Quernerven verbunden sind, in der Längsrichtung verlaufen. Ich nenne dieses Nervennetz das Aussennervennetz.

Andrerseits sehen wir in reifen Proglottiden des *Solenophorus*, in denen die Musculatur durch ihre Mächtigkeit nicht mehr so hinderlich ist, alle zehn Längsnerven, welche für die Tänien typisch sind (Fig. 26). Es ist dies der einzige Bothriocephale, an dem es bisher gelungen ist, Begleitnerven und mediane Nerven in der Proglottidenkette nachzuweisen. Begleitnerven sind nun (ich komme später darauf zurück) nichts weiter als durch die Musculatur abgesprengte Theile der Hauptlängsnerven; wir müssen also annehmen, dass weiter oben, dort wo im Collum die Transversalmuskeln zu stärkerer Entwicklung kommen, der Abgang der im Scolex noch nicht vorhandenen Begleitnerven von den Hauptstämmen stattfindet.

Was nun die medianen Nerven anbelangt, so sind sie auf jene vier starken innern Saugrohrnerven zurückzuführen, die durch ihre directe Verbindung mit den Hauptlängsnerven resp. der Hauptcommissur ihre Zugehörigkeit zum primären centralen Nervensystem nachweisen. Vergegenwärtigt man sich zudem die Orientirung des Scolex, bei welcher die Innenseite der Saugröhren den Flächen der Proglottiden entspricht, so sieht man ausserdem, dass die genannten vier Nerven genau in der Richtung und Lage der Mediannerven auch im Scolex verlaufen. Wenn nun auch das Bindeglied vom Anfang des Collums, wo sie in der dicken Musculatur verschwinden, bis zu den Proglottiden noch fehlt, so kann dies doch nicht als genügender Grund gegen diese Annahme angeführt werden.

In den Proglottiden selbst treten die zehn Längsnerven regelmässig mit einander in Verbindung. Fig. 26 zeigt einen Querschnitt, auf dem ringförmige Theile der Verbindungsnerven zu sehen sind. Da Flächenschnitte die feinen Fasern nicht deutlich erkennen liessen, kann ich nach den Querschnitten allein nicht mit Sicherheit angeben, ob es sich hier um geschlossene Ringcommissuren oder mehr um ein unregelmässiges Netzwerk mit stark quer ausgedehnten Maschen handelt; das Letztere scheint mir bei Weitem wahrscheinlicher zu sein.

*Schistocephalus solidus*¹⁾.

Für *Schistocephalus* liegt wieder eine ausführliche Vorarbeit von NIEMEC vor. Er arbeitete vorzüglich mit dem bequemen, aber nicht immer genügenden Borax-Karmin, und dem entsprechend mussten desto eher Einzelheiten entgehen, falsche Deutungen unklarer Bilder sich aufdrängen, je weniger scharf das Nervensystem der betreffenden Art differenzirt war. Dies fanden wir für Bothriocephalen in höherm Maasse als bei Tänien, und noch mehr hat es für *Schistocephalus* und *Ligula* Geltung, deren Nerven der Untersuchung die grössten Schwierigkeiten entgegenzusetzen.

An der Zeichnung fig. 2 auf tab. 1, die NIEMEC von *Schistocephalus* giebt, muss gleich die sonderbare Form der Hauptcommissur auffallen: ein gleichmässig breites, langes Band ohne eine Spur von

1) Den alten Namen *Schistocephalus solidus* (*dimorphus*) behalte ich einstweilen trotz der neuesten Publication von FUHRMANN bei, da ich den Beweis nicht für erbracht halten kann, dass *Schistocephalus zschokkei* eine neue Species ist, und die abweichenden Befunde FUHRMANN'S nicht nur als Correctur der ältern Untersuchungen KIESSLING'S zu betrachten sind.

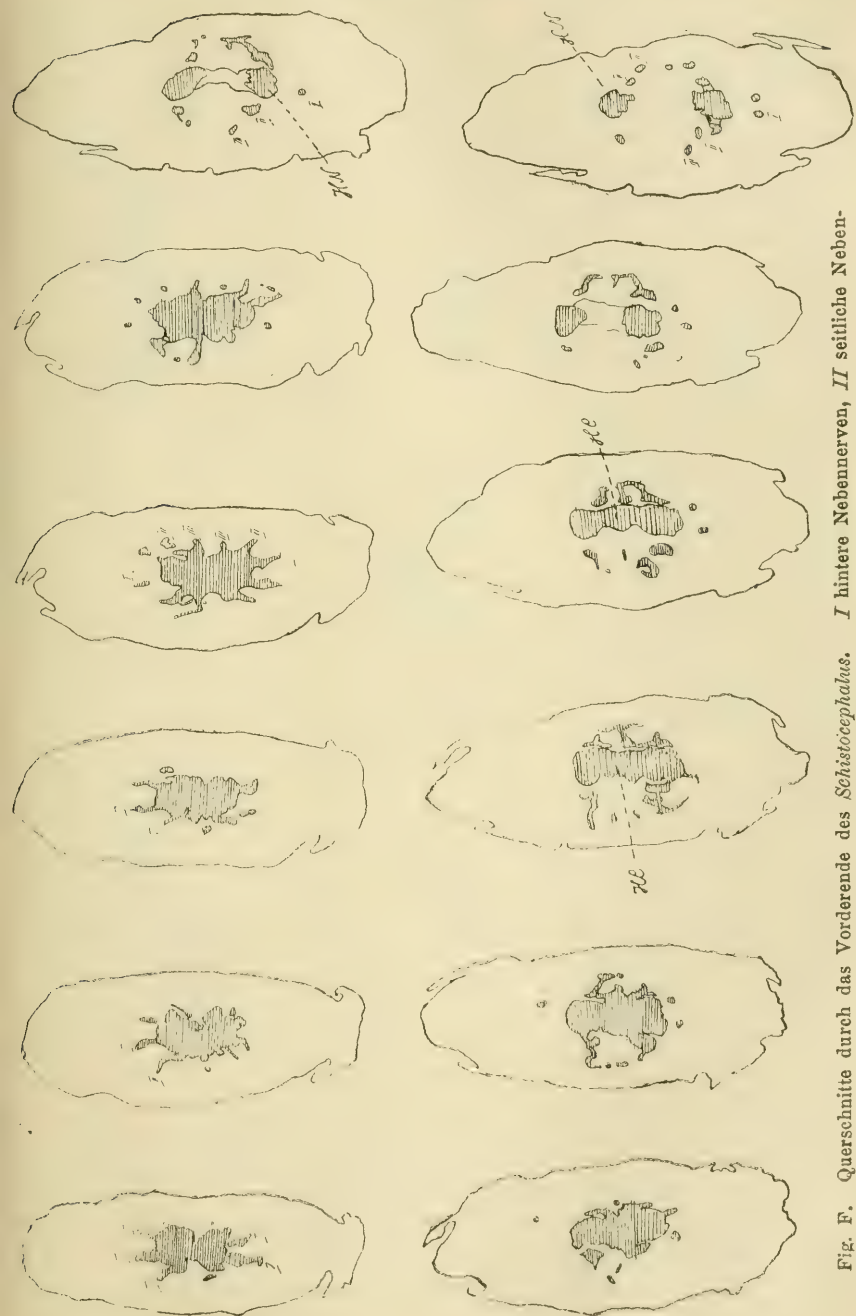


Fig. F. Querschnitte durch das Vorderende des *Schistocephalus*. I hintere Nebennerven, II seitliche Nebennerven, III vordere Nebennerven, HC Hauptcommissur, HN Hauptnerven.

Fig. G. Flächenschnitte durch den Scolex von *Schistocephalus*.



Fig. G. (Fortsetzung).



Apicalnerven — dergleichen wäre ein Unicum für alle Cestoden. Eine genauere Untersuchung mit bessern Tinctionsmitteln ergab denn auch ein anderes Resultat: die Commissur schliesst sich auch hier, wenn auch nicht in allen Einzelheiten, dem allgemeinen Cestodentypus an, wie aus der Serie in Fig. F ersichtlich ist.

Die Hauptlängsnerven schwellen nach ihrem Eintritt in die erste, gut differenzierte Proglottis kolbenförmig an und bilden zwei mächtige Ganglien, die durch einen schmalen Commissuralstrang in Verbindung treten; von oben her gesehen, verschmälert sich die Commissur vor jedem Ganglion und erreicht in der Mitte die grösste Breite. Das

Band ist bedeutend höher, als es breit ist, und ist, neben *Ligula*, am reichsten unter allen von mir untersuchten Cestoden mit typischen

Ganglienzellen versehen. Die Commissur würde also mit der Form der *Ligula*-Commissur, wie NIEMEC sie zeichnet und auch ich meinerseits sie gefunden habe, übereinstimmen, nur dass ich schon hier bemerken möchte, dass NIEMEC' histologische Angabe betreffend die *Ligula* irrig ist, eine Folge ungenügender Tinctionen. „Bei *Ligula*

ist eine solche Commissur nicht vorhanden. Auf Längs- wie auf Querschnitten traf ich die schon erwähnten, grossen, multipolaren Zellen, die, Hängebrücken ähnlich, zwischen den Hauptsträngen sich erstrecken. Sie scheinen lose zu hängen, kreuzen sich und bilden eine Art Flechtwerk, das durch hindurchgehende Muskelfibern noch mehr complicirt wird. Eine granulirte Grundsubstanz, die dem Nervensystem angehören würde, konnte ich nicht wahrnehmen.“ Das erklärt sich daraus, dass Boraxkarmin die Ganglienzellen und deren Kerne viel deutlicher hervortreten macht als die faserigen Nervelemente. Dass hier Muskelfibrillen mitten durch die Commissur setzen, kann ich nur bestätigen; dieses Durchtreten ist aber bei Cestoden ein ganz gewöhnlicher Vorgang, und wenn er hier in grösserm Maassstabe als sonst auftritt, so ist dies eben nur ein Beweis für die ungenügende Differenzirung des Nervengewebes vom Parenchym bei *Schistocephalus* und *Ligula*, die schon in schlecht ausgeprägtem Absatz gegen das Parenchym zum Ausdruck kommt. Gegen den Charakter der Commissur als einheitliches, compactes Organ kann dies in keiner Weise angeführt werden.

Irrthümlich ist NIEMEC' Angabe, dass achtzehn Längsnerven, und zwar zwei Hauptnerven und jederseits acht Nebennerven, aus der Commissur heraustreten. Der Grund des Irrthums wird sich späterhin herausstellen; ich gebe einstweilen meine eigenen Befunde.

Die Figg. F und G geben in je einer Schnittserie ein Bild des Abgangs der Nervenfasern von den Hauptganglien und der Commissur; an ihnen lässt sich die Zahl der Längsnerven, am bequemsten auf Fig. F, berechnen: wir sehen hier unzweifelhaft auf jeder Seite eines Hauptnerven je drei dünnere Längsnerven abgehen, so dass sich also wenig tiefer im Querschnitt um jeden Hauptnerven sechs Nebennerven gruppieren würden, im Ganzen vierzehn Nerven vorhanden wären, wie es auch Fig. F, Schnitt 12 zeigt. Richtig bemerkt NIEMEC, dass nicht alle Nerven in gleicher Höhe vom centralen Theil abgehen; die ersten vier Schnitte zeigen, dass vier Stämme, zwei jederseits, die ich der Lage nach die hintern und die seitlichen nennen möchte, sich in gleicher Höhe inseriren, das dritte Nervenpaar aber, das vor den Hauptstämmen liegt (das vordere) einige Schnitte tiefer (4) hervortritt, und zwar an der Stelle, die etwa der Grenze zwischen Ganglion und Commissur entspricht. Fest localisiren lässt sich diese Grenze hier nicht.

Wir haben also wenig unterhalb der Hauptcommissur zwölf Nebennerven, um die Hauptnerven regelmässig gruppirt. Das Bild bleibt aber nur kurze Zeit so. NIEMEC schreibt: „Der Verlauf der sämt-

lichen Nerven konnte auf Schnitten des 5. und 6. Gliedes verfolgt werden; von da an schwanden zuerst die Nerven der Randzone, während die der Mittelzone, und zwar die aus den Ganglien unmittelbar entspringenden, bis zur Mitte der Proglottidenkette persistiren“ — was er aber als die ursprünglichen Nebennerven zu verfolgen glaubte, war mit diesen nicht mehr gleichwerthig.

Fig. 32 zeigt nun einen Flächenschnitt durch *Schistocephalus*. Der Schnitt ist schief zur Frontalebene durchgelegt, so dass oben noch die in der Mittelschicht gelegenen Hauptnerven, unten die weiter aussen gelegenen Nebennerven erscheinen. Diese treten hier bereits in grösserer Anzahl als sechs für jede Seite auf, und einer ist auf der Stelle getroffen, wo er sich gabelt und zwei Nebennerven Ursprung giebt. Und dieses Verhalten, das schon weiter nach oben zu gleichfalls aufgetreten ist und eben die Vermehrung der Nebennerven über die Grundzahl zwölf hinaus verursachte, wiederholt sich noch mehrfach mit jedem einzelnen Nerven. Hier haben wir also die Erklärung der Vermehrung und zugleich dessen, warum NIEMEC' Angabe, er habe die Nebennerven bis in das 5. und 6. Glied verfolgen können, irrthümlich ist: die Nebennerven theilen sich schon bald nach ihrem Ursprung dichotomisch, mehrfach hinter einander in der frontalen Ebene.

Kehren wir, anstatt die Nerven schon jetzt weiter zu verfolgen, zum commissuralen Theil zurück und suchen wir Aufschluss darüber, in welcher Ebene die Nebennerven verlaufen. Die beste Antwort geben Flächenschnitte, von denen zwei auf Fig. 30 und 31 gezeichnet sind. Ich muss hierzu einige Angaben über das Muskelsystem des *Schistocephalus* vorausschicken. Die Angaben verdanke ich, soweit sie noch nicht veröffentlicht sind, der freundlichen Mittheilung des Herrn Dr. LÜHE.

Ein Querschnitt durch *Schistocephalus* zeigt mehrere concentrisch um die Mittelschicht angeordnete Systeme von Muskeln: auf die innern Transversalmuskeln, die den Centraltheil umschliessen, folgen die innern Längsmuskeln, und diese sind durch äussere Transversalmuskeln von den äussern Längsmuskeln getrennt, die ihrerseits von den subcuticularen Längsmuskeln nicht scharf gesondert sind. Die einzelnen Muskelsysteme setzen sich scharf gegen einander ab.

Die Nebennerven ziehen nun nach Abgang von den Ganglien nicht lange in der Mittelschicht weiter; sie biegen nach aussen ab und treten erst in die innere Transversalmuskelschicht. Hier hat die dichotomische Theilung bereits begonnen. Unter weitem Theilungen

gehen dann die Nerven, abwärts steigend, durch die innern Längsmuskeln (auf Querschnitten sind die feinen Fasern während dieses Durchgangs zwischen den Muskelbündeln natürlich nicht zu verfolgen, wohl aber auf Flächenschnitten), an deren äusserer Begrenzung sie nun, an der Grenze der innern und der äussern Transversalmuskeln, dauernd weiter verlaufen. Die Stämme haben sich auf dem Wege hierher bedeutend vermehrt, so dass sie hier in grösserer Anzahl (60—70) entlang ziehen.

Diese äussern Längsnerven, die ich als Aussenerven bezeichne, wurden zuerst von LÜHE bei *Ligula* aufgefunden. Da das Verhalten der *Ligula* mit dem des *Schistocephalus* in dieser Hinsicht völlig gleich ist (bis auf die Lagerung in Bezug auf die Musculatur, die von einer andern Entwicklung der letztern abhängt), so werde ich hier, abweichend von dem sonstigen Plan meiner Darlegung, beide Cestoden zusammen besprechen.

Die Aussenerven treten auch in ihrem weitem Verlauf unter einander und mit den Hauptlängsstämmen in Verbindung. „Ausserdem gehen übrigens — bemerkt LÜHE — auch noch von den beiden Hauptlängsnerven fächerförmig ausstrahlende Commissuren zu den diesseits der Medianebene gelegenen peripheren Längsnerven, und ferner können diese Commissuren wiederum ihrerseits auf mannigfaltige Weise unter einander in Verbindung treten.“ Das trifft auch für *Schistocephalus* zu. Auch hier treten die Aussenerven völlig regellos von Zeit zu Zeit durch ringförmige Commissuren in Verbindung, während andererseits von den einzelnen Aussenstämmen abwechselnd radiäre Fasern nach dem Hauptlängsnerven der gleichen Seite abgehen. Eine andere Deutung muss ich nur den feinen Fasern geben, die nach LÜHE die radiären Commissuren unmittelbar unter einander in Verbindung setzen sollen. Um diesen Vorgang in das richtige Licht zu setzen, muss ich um ein Weniges zurückgreifen.

Während die Aussenerven (Nebennerven im ersten Theil ihres Verlaufs) unter mehrfachen dichotomischen Theilungen parallel der Körperoberfläche nach der Peripherie ziehen, treten auch in anderer Ebene Theilungen auf, und zwar in den Radien der Ellipse, welche der Proglottidenquerschnitt darstellt. Fig. H, a und b geben zwei nicht weit aus einander liegende Querschnitte. Fig. H, a zeigt die Nebennerven schon stark vermehrt, aber noch nicht ganz in ihre periphere Lagerung gerückt; die Theilung in der radiären Richtung hat schon begonnen. Stärker ausgebildet ist sie in Fig. H, b, wo die noch zahlreichern Aussenerven bereits an der endlichen Stelle liegen (über

das Verhalten zur Musculatur siehe *Ligula*), und wir sehen hier auf grössere Strecken hin eine Verdopplung der Längsnervenreihe: den Aussenerven etwa parallel (was aber nicht regelmässig der Fall zu sein braucht) verläuft eine zweite Reihe von Nebennerven, die, wie die Zeichnung zeigt, ebenso wie die Aussenerven durch Ringcommissuren verbunden sind. Jetzt erklärt sich das von LÜHE gesehene Bild etwas anders. Treten jetzt die radiären Commissuren auf, so sind die innern Längsfasern in sie mit eingeschaltet, und die von LÜHE gesehenen

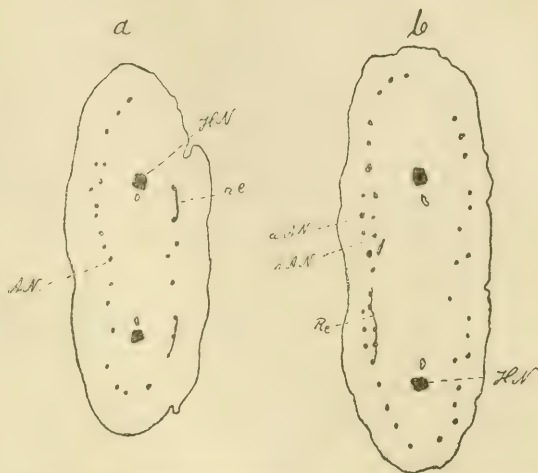


Fig. H. Querschnitte durch den Vordertheil der *Ligula*. AN Aussenerven, und zwar: aAN äussere Aussenerven, iAN innere Reihe der Aussenerven, RC Ringcommissuren, die beide Reihen der Aussenerven verbinden.

feinen Nerven verbinden nun nicht die radiären Commissuren selbst, sondern nur die in sie eingeschalteten innern Längsfasern.

Speziell für *Schistocephalus* habe ich dieses Verhalten durch Fig. 33 illustriert, einen Flächenschnitt nahe dem Vorderende, wo die Nerven bereits nach vorn zu convergiren. Auf der rechten Seite verläuft auf eine lange Strecke hin der Hauptlängsnerv, und nach aussen zu von ihm sind noch zwei Längsstämme in Bruchstücken, so wie sie sich im Bilde darboten, eingezeichnet, nämlich ein Aussenerv und der zwischen ihm und dem Hauptnerven verlaufende innere Nebennerv. Die im Schnitt getroffenen radiären Commissuren zeigen dann das oben beschriebene Verhalten: sie gehen von den Aussenerven über die innern Fasern zu dem Hauptnerven.

Eine irgend segmental geordnete Folge dieser ringförmig und radiär verlaufenden Commissuren lässt sich nicht nachweisen; die einzige Regelmässigkeit besteht darin, dass beide Commissurenarten immer in gleicher Höhe wiederkehren, also gleichsam an einander gebunden sind.

Nach hinten zu ist das Nervensystem des *Schistocephalus* nicht geschlossen. Die Hauptlängsnerven convergiren hier zwar, gehen

aber nicht in einander über, sondern verlieren sich an der Subcuticula, nachdem sich ihr Durchmesser bedeutend verringert hat.

Das Gesamtbild des Nervensystems des *Schistocephalus* stellt sich also ungefähr so dar: Von dem vordersten Theil, den Ganglien und der Commissur, ziehen die Hauptstränge und 12 Nebennerven rückwärts. Die Nebennerven theilen sich dichotomisch in zwei Ebenen, der frontalen und radiären, ein Theil der Theilfasern rückt zwischen äussere Transversal- und Längsmuskeln, der andere bleibt weiter nach innen zu zurück, und diese Nerven treten einerseits unter einander durch Ringcommissuren, andrerseits durch radiäre Fasern mit den Hauptnerven in Verbindung.

Ligula digramma.

Die Hauptcommissur stimmt in ihrem Bau, wie schon bemerkt, mit *Schistocephalus* überein, ebenso wie auch im übrigen Nervensystem weitgehende Uebereinstimmung herrscht. „Jeder der Hauptnervenstränge — schreibt NIEMEC — entsendet zunächst nach vorn in das subcuticulare Gewebe einen kurzen Zweig, welcher sich dann nach aussen von der Längsaxe des Körpers wegbiegt. Bald verzweigt er sich in zwei Nerven, die nach sehr kurzem Verlauf ihrerseits in zwei Nerven sich spalten, so dass nun vier Nervenzweige entstehen, die, im Bogen um den Hauptstrang gelagert, parallel mit ihm hinabsteigen.“ Wie diese Nebennerven entstehen und was das für eine Zweispaltung war, die NIEMEC gesehen hat, habe ich schon ausgeführt. Apicalzweige sind bei *Ligula* ebenso vorhanden wie bei *Schistocephalus*, wo ich sie in Fig. 31 abgebildet habe; sie biegen aber niemals zurück, sondern verlaufen direct aufwärts und verlieren sich nach einer Theilung in feinere Aeste unter der Subcuticula.

Fig. J illustriert für *Ligula* die Entstehung der ersten dichotomischen Theilungen im vordersten Theil. Schnitt 1 und 2 zeigen die zwölf Nebenstämmen noch unverändert, Schnitt 3 rechts unten den seitlichen Nebennerven bereits verdoppelt, während Schnitt 4 auf der rechten Seite auch einen der hintern Nebennerven bereits verdoppelt aufweist. Eine Verbindung der Nebennerven durch Ringfasern zeigt an einer Stelle Schnitt 2.

Die Vermehrung geht also wie bei *Schistocephalus* vor sich, abweichend ist nur die Lagerung zur Musculatur. Da hier die bei *Schistocephalus* so mächtig ausgebildete Schicht der äussern Transversalmuskeln fehlt (oder vielmehr mit den innern Längsmuskeln gemischt ist), so tritt hier „ein vollständiger Ring von dicht neben ein-



Fig. J. Querschnitt durch das Vorderende von *Ligula*. *IhN* hintere Nebennerven, *IIsN* seitliche Nebennerven, *IIIhN* vordere Nebennerven. Schnitt 3 zeigt die seitlichen (*II*) verdoppelt, Schnitt 4 diese und auch die hintere.

ander verlaufenden Längsnerven hervor, welche sämtlich in geringer Entfernung von der Oberfläche zwischen der mächtigen innern und der sehr viel schwächern äussern Längsmusculatur gelagert sind“ (LÜHE).

Im Uebrigen verweise ich für *Ligula* auf die von *Schistocephalus* gegebene Beschreibung.

II.

Histologischer Theil.

Ist schon die rein morphologische Kenntniss der Cestodennerven recht beschränkt, so ist das für die Histologie in noch viel höhern Maasse der Fall, und zwar aus demselben Grunde: wegen der schlechten Differenzirung der nervösen Elemente vom Parenchym und ihrer geringen Tinctionsfähigkeit, was histologischen Untersuchungen noch hinderlicher ist. In Folge dessen stehen sich in der Literatur die widersprechendsten Anschauungen schroff gegenüber; verschiedene Elemente werden bald dem Nervensystem, bald dem Parenchym angegliedert, und sogar die Frage, was denn das eigentlich Leitende, Nervöse in den Nervensträngen sei, findet zwei verschiedene, einander geradezu ausschliessende Antworten. NIEMEC giebt eine Uebersicht der vor seiner Zeit geäusserten Ansichten über die Nervenhistologie und construirt daraus sowie aus eignen Beobachtungen seine Stellungnahme zu dieser Frage; die seitdem erschienenen Veröffentlichungen nöthigen heute zu einer Revision der letztern auf Grund des ganzen, nun recht grossen Materials, und ich will sie, wenn auch nur auf nicht viel eigene Beobachtungen gestützt, versuchen, da ich zu einem NIEMEC entgegengesetzten Resultat gelange und endlich Klarheit geschaffen werden muss.

Die Frage nach dem eigentlich Leitenden im Cestodennerven wird auf zweierlei Art beantwortet: den Einen ist das Leitende das Netzwerk in den Nerven, das diesen Anfangs den Namen der „spongiösen Stränge“ verschaffte, den Andern ist das Netzwerk nur ein bindegewebiges Stützgerüst, in dessen Maschen dann die eigentlich leitende Substanz liegt. Die letztere Anschauung spaltet sich wiederum in zwei opponirende: 1) in den Maschen leitet eine homogene Substanz, 2) das Leitende ist zu Nervenfibrillen differenzirt. Die erste Ansicht vertreten PINTNER, NIEMEC und ZERNECKE, die zweite ROHDE, die letzte LANG und APÁTHY, und diesen möchte ich meinerseits mich anschliessen. Ich ziehe hier Untersuchungen an Hirudineen und Lumbriciden mit heran, da die Nervenstructur bei diesen in der Hauptsache mit der der Cestoden vollkommen übereinstimmt.

Bevor ich den Beweis der von mir acceptirten Anschauung antrete, muss ich auf eine andere Frage der Histologie des Nervensystems, auf die Ganglienzellen näher eingehen, die das Nervensystem

enthält, da auf das Verhalten dieser Zellen zum Netzwerk und zu den Hohlräumen desselben die Theorien sich meistens stützen.

PINTNER nimmt zwei Arten von Ganglienzellen für *Tetrarhynchus* an: die eine fein granulirt mit mittelgrossem Kern, der ein einziges Kernkörperchen enthält, die andere grobkörnig mit grossem Kern und mehreren, darunter einem grossen Kernkörperchen. NIEMEC findet bereits eine grössere Anzahl verschiedener Ganglienzellarten; nach ihm findet man bei *Ligula* u. a.: „allmähliche Uebergangsstufen von grossen Ganglienzellen zu solchen, die man richtiger als Nervenzellen bezeichnet“; die von ihm gemessenen Zellen bewegen sich denn auch zwischen den extremen Maassen von 10—16 μ im Längsdurchmesser, 6—9 μ im Querschnitt bei *Bothriocephalus*. Während NIEMEC aber nur allmähliche Uebergänge annimmt, geht LANG noch weiter: er unterscheidet bei den Polycladen Ganglienzellen mit viel und wenig Plasma. „Die grössten von ihnen gehören dem multipolaren Typus an. . . Der Kern aller Ganglienzellen ist gross, hell bläschenförmig, scharf contourirt und enthält ein sich sehr dunkel färbendes, deutliches, rundes Kernkörperchen. Bei den kleinen Ganglienzellen ist es hauptsächlich das Plasma, welches zurücktritt, während der Kern meist in seiner vollen Grösse bestehen bleibt.“ Die Plasmareduction soll nach ihm sogar so weit gehen, dass man um typische grosse Ganglienzellkerne nur bei starken Vergrösserungen einen dünnen Belag von Plasma eben noch nachweisen kann: „so finden wir ferner solche Ganglienzellkerne, wo kein Plasmabelag mehr unterscheidbar ist und die Faser direct an den Kern herantritt.“

Wenn auch in histologischer Beziehung sonst das Nervensystem der Polycladen und der Cestoden einander sehr nahe stehen, so will ich auf Grund meiner eigenen Befunde doch nicht so weit gehen, LANG's Angabe von den verschieden grossen Ganglienzellen direct zu widersprechen. NIEMEC gegenüber aber muss ich für Cestoden die grosse Variabilität in der Grösse dre Ganglienzellen desselben Thieres in Abrede stellen und andererseits auch LANG's extremen Angaben von Ganglienzellen mit verschwindend geringem und gar nicht mehr unterscheidbarem Plasma. Bei den Cestoden sind die Ganglienzellen derselben Species immer von annähernd denselben Dimensionen; so fand ich für *Solenophorus* z. B. die Zellen nur zwischen 13 μ :8 μ und 14 μ :7 μ variirend, also innerhalb der Grenzen, die wegen möglicher Weise vorliegenden Contractionszuständen oder Schrumpfungen immer zu berücksichtigen sind. Die Kerne hielten sich noch constanter zwischen 7 μ :4 μ und 6 μ :4 μ . Die grössern

Differenzen innerhalb derselben Species führe ich auf ungünstige Bilder zurück. Da man die Ganglienzellen, der schweren Färbbarkeit ihres Plasmas wegen, nur auf dünnen Schnitten studiren kann (5—7,5 μ , höchstens 10 μ), so sieht man sie meist durchschnitten. Ging dabei der Schnitt sehr abweichend von der Mittelebene der Zelle, so wird der Durchmesser jeder Hälfte unbedingt kleiner erscheinen müssen. Der Kern findet leichter innerhalb eines Schnittes Platz und bleibt unversehrt in der einen Zellhälfte, und da sich die zweite kernlose Hälfte der schweren Färbbarkeit halber im nächsten Schnitt nur zu leicht dem Beobachter entzieht, so entsteht bald die falsche Deutung der ersten Hälfte als einer kleinern Ganglienzelle.

Dies gilt für die Ganglienzellen, die in den Anschwellungen der Hauptlängsnerven und der Commissur liegen und ovoide Gestalt haben. Anders gestaltet sind die Ganglienzellen der Längsstränge. Hier sind sie zwischen den Nervenfasern und dem Stützgewebe lang ausgezogen, sie zeigen mehr spindelförmige Umrisse, und Querschnitte solcher in Kernhöhe getroffener Ganglienzellen sind es jedenfalls, die LANG für plasmaarme oder gar plasmalose Ganglienzellkerne erklärt hat, da sich in der dünnen Spindel um den grossen Kern das Plasma sehr reduciren muss; darauf weist auch hin, dass LANG diesen plasmaarmen Kernen dieselbe Grösse zuschreibt wie denen der normalen Ganglienzellen. Was über Kerne von verschiedener Grösse berichtet wird, führe ich ebenfalls, wenn nicht auf Schnittbilder, so auf Messungen des Kerns in seitlicher Stellung zurück; der Kern ist ovoid mit einem Höhendurchmesser, der kleiner als der Querdurchmesser ist.

Im Ganzen komme ich also zu dem Schluss, dass in derselben Cestodenspecies Ganglienzellen, mit minimalen Schwankungen nach oben und unten, die durch Schrumpfung u. s. w. bedingt sein können, nur von einer constanten Grösse vorkommen; ebenso haben bei den spindelförmigen Ganglienzellen der Längsnerven wenigstens die Kerne die für die Species typische Grösse.

Mit welchen Theilen des Nervensystems treten nun diese Ganglienzellen in Verbindung — mit dem Maschenwerk selbst oder mit den von diesem umschlossenen Hohlräumen? Hier treffen wir auf ein ungeheures Wirniss der Angaben, an dem zum Theil eben die unrichtige Charakterisirung der Ganglienzelle mit schuldigt ist.

Das Nervensystem der Cestoden ist im Ganzen recht wenig von dem umgebenden parenchymatösen Gewebe differenzirt. Nicht nur, dass keine eigentliche Membran die Nerven nach aussen zu einhüllt und nur eine geringe Verdichtung des umgebenden Parenchyms diese

Scheidewand ersetzt; Parenchymmuskeln setzen auf Schritt und Tritt quer durch die Nerven und Ganglien, Wassergefässe durchbohren die Ganglien, und überall dringen typische Parenchymzellen bis in die Tiefe der Nerven ein. Bei der Annahme nun, dass die Ganglienzellen desselben Cestoden in bedeutendem Maasse an Grösse variiren können, was ich soeben auf falsche Schnittdeutungen zurückführte, mussten manche Autoren alle möglichen Uebergänge von den grossen Ganglienzellen, den grössten zelligen Elementen, bis zu den Parenchymzellen herab finden oder vielmehr zu finden glauben, und so kam es denn, dass die Grenze zwischen Ganglienzellen und Parenchymzellen nicht mehr genau eingehalten wurde und die zweiten oft mit zu den Ganglienzellen gerechnet wurden. Die Unterscheidung war immer noch leichter, wenn die Parenchymzellen ausserhalb des Nerven lagen und nur einen Ausläufer in diesen hinein entsandten, obgleich auch hier vielfach von den, den Nerven im verdichteten Parenchym eng umlagernden Zellen und Kernen als von Ganglienkernen geredet wurde; schwer wurde sie, wenn die Parenchymzellen im Nerven selbst lagen. So kommt denn NIEMEC durch diese unheilvolle Verwechslung zu dem Schluss, dass das Balkenwerk das eigentlich Nervöse im Nerven sei: „dass das zarte Balkenwerk das nervöse Element ist, wird bei *Ligula* zur völligen Gewissheit, weil in demselben die verzweigten Enden der Ganglienzellen verlaufen (und nicht in den von den Balken gebildeten Zwischenräumen). . . . Es ist jedoch dabei nicht ausser Acht zu lassen, dass Zellen von aussen her, d. h. vom umgebenden Grundgewebe stellenweis den Nervenstrang durchsetzen und an der Balkenbildung Theil nehmen können.“ Und wenig weiter: „Ebenso schwer fällt es, im gegebenen Fall zu entscheiden, ob die innerhalb der Stränge auftretenden Kerne dem Grundgewebe oder dem Nervensystem angehören.“ Er unterscheidet bei Tänien sogar ovale Kerne, die im Nerven quer liegen, als wahrscheinliche Parenchymzellkerne, während er diejenigen Kerne für Ganglienzellkerne erklärt, die im Nerven mit ihrer Axe der Längsrichtung parallel liegen. Eine merkwürdige Annahme! Das Netzwerk soll nervöser Natur sein und die Ausläufer der innern Ganglienzellen aufnehmen — andrerseits aber auch von aussen her mit zweifellos bindegewebigen Zellen communiciren, also von Natur zugleich auch Grundgewebe sein. Die Unterscheidung nach der Axenlagerung des Kernes ist absolut unhaltbar — NIEMEC giebt sie auch selbst nur mit allem Vorbehalt. Und das alles erklärt sich recht einfach. Es ist richtig, dass Verzweigungen typischer, ausserhalb des Nerven gelegener Parenchymzellen in den Nerven eindringen und

sich an der Bildung des Netzwerkes betheiligen; ich konnte diesen Vorgang selbst mehrfach constatiren. Es ist ebenfalls richtig, dass Zellen im Innern der Nerven mit ihren Ausläufern sich ebenfalls am Balkenwerk betheiligen: man muss es nur richtig deuten. Die genannten Zellen im Nervenstrang sind eben gar keine „kleinern Ganglienzellen“; solche giebt es nicht. Es sind vielmehr typische Parenchymzellen, die den von aussen her eindringenden vollkommen gleichwerthig sind, und das Netzwerk im Nerven, an dessen Aufbau die parenchymatösen Elemente mit betheiligt sind, ist also in seinem Ganzen ein reines Grundgewebe, ein Stützgerüst für die leitenden Theile des Nerven — sonst nichts.

ZERNECKE schliesst sich ebenfalls der von NIEMEC vertretenen Anschauung an. Seine Untersuchungen, mittels der GOLGI'schen Imprägnationsmethode ausgeführt, sind im Ganzen von vorzüglicher Sorgfalt und in nur wenigen Fällen anfechtbar; der Schluss aber, den er zur Stützung der Netzwerk-Theorie daraus zieht, ist hinfällig. Er zeigte, dass bei Abgängen von Seitennerven von einem Hauptstamm die einzelnen Fibrillen mit ihren Verästelungen ein wirres Durcheinander bilden, und schliesst daraus: „finden wir doch auf dem Querschnitt nicht nur die quer durchgeschnittenen Längsfasern, die dann als Punkte erscheinen, sondern auch nach allen Richtungen verästelte Seitenwurzeln, welche im Querschnitt theils als Punkte, theils als Fäserchen und Maschen wiederkehren.“ Dies möchte ich eben bestreiten. Wohl müssen auf solchen Schnitten mit wirrem Faserverlauf Nervenfibrillen auch als Fäserchen erscheinen; sie sind aber nicht mit den Fasern des Maschenwerkes identisch, denn wenn ZERNECKE weiter fortfährt: „hier gerade sieht man die zum grossen Theil ungefärbten Maschen von den imprägnirten Verästelungen einmündender Fasern gebildet werden“ — so möchte ich ihm vorhalten, dass einerseits die betreffenden Zeichnungen (fig. 59 u. 60) viel zu unklar sind in ihrem geringen Maasstabe, andererseits aber gewichtige Gründe dagegen sprechen. Wie kommt es denn, dass das eigentliche Maschenwerk „zum grossen Theil“ ungefärbt ist, dass es in fig. 10, 12, 52, 55, 56 der ZERNECKE'schen Arbeit, in allen zum Theil sogar gross gezeichneten Figuren nicht imprägnirt ist und sich hierin absolut abweichend den in die Nerven einmündenden oder sie umflechtenden Nervenfasern gegenüber verhält? Wie kommt es denn, dass nach der von BLOCHMANN variirten VAN GIESON'schen Methode das Netzwerk sich in meinen Präparaten mit anderm Ton färbt als die zu den Muskelfasern abgehenden

feinen Nervenfasern, die doch sicher das leitende Element repräsentiren? Sie sind eben histologisch gar nicht gleichwerthig, Netzfasern und leitende Fibrillen. Die Fasern in fig. 59 und 60 von ZERNECKE können sich gar nicht in das Netzwerk hinein begeben, wie ZERNECKE nach dem unklaren Bild schloss, sondern biegen in die Zwischenräume des Netzwerkes hinein, ebenso wie die echten Ganglienzellen ihre Ausläufer zwischen die Netzfasern, und niemals in dieselben hinein senden, was nur fälschlich die für Ganglienzellen erklärten Parenchymzellen thun.

Dieses die Vertreter der Theorie, welche dem Netzwerk die nervöse Function zuschreiben will. Sie mögen von den vielfachen Angaben mit verleitet worden sein, dass die Maschen des Netzes selbst leer seien; wäre dem so, dann müsste ja das Netz leiten. „Auf Querschnitten — sagt aber LANG — zeigen die Nerven häufig jenes eigenthümliche, spongiöse Aussehen, das so viele Forscher irre führte. . . . Auf nicht sorgfältig behandelten, geschrumpften Präparaten sind diese Lücken leer, oder sie enthalten höchstens hier und da eine geschrumpfte Zelle oder ein undeutliches Körperchen. Auf guten Präparaten aber sind sie angefüllt von einer feinkörnigen, blassen Substanz, die an einzelnen Stellen Zellen und Kernen Platz macht.“ Und ich muss dem auch für Cestoden absolut beistimmen. Wird sich nun auch dagegen wohl kaum mehr Widerspruch erheben, so besteht eine grosse Controverse über den Charakter dieser feinkörnigen, blassen Substanz. Diejenigen Autoren, welche dem Netzwerk den Charakter des Leitenden absprechen, einigen sich doch noch nicht darüber, was denn nun das eigentlich Leitende ist.

ROHDE hält bei Hirudineen das Netzwerk nur für ein aus „Centralfasern“ bestehendes Stützgerüst des Nerven: „das allein Nervöse ist vielmehr die homogene Substanz, in welche die Centralfäserchen eingebettet sind. Dieselbe ist gegen Farbstoffe sehr unempfindlich und daher auf Schnitten in der Centralsubstanz bei dem dichten Gefüge der Centralfäserchen kaum nachweisbar.“ Er unterscheidet der „homogenen Substanz“ gegenüber, welche innerhalb der Netzmaschen liegt, eben nur eine einzige Art von Fasern im Nerven; diese Fasern bilden in den Commissuren z. B. nach ihm mehrere Scheidewände, die mit dem axialen Faserstrang in Verbindung treten (Hirudineen) und in jedem Abtheil dann ein feines Netzwerk bilden, dem ROHDE alle im Nerven überhaupt auftretenden Fasern zuertheilt. Diese Anschauung weicht jeden Falls von dem richtigen Verhalten ab. Ganz abgesehen schon davon, dass ein solches Verhalten vollkommen isolirt dastehen würde: wir hätten keine formirte

leitende Bahn, sondern eine zellige, plasmatische Masse als nervösen Leiter, was allen Vorstellungen eines Nervenstammes widerspricht; es ist aber auch nicht richtig, dass im Nerven nur Fasern einer Art vorkommen — den Fehler hat RONDE gemein mit ZERNECKE, NIEMEC u. s. w., wenn er auch den Fasern nur Stützfunction, jene leitenden Charakter beilegte. Man muss im Nerven zweierlei Fasern streng aus einander halten: die Netzfasern parenchymatösen Ursprungs und die Fibrillen, die innerhalb der Maschen längs verlaufen, in die homogene Masse gebettet. APÁTHY unterscheidet sie als leitende Primitivfibrillen von den Gliafasern. Die Netzfasern als solche können selbstredend nicht auf lange Strecken in der Längsrichtung verfolgt werden, wenn auch, worin ich NIEMEC Recht geben muss, die lang gezogenen Maschen bei schwächerer Vergrößerung in gestreckten Nerven mit den Eindruck der Längsstreifung hervorrufen können; die leitenden Fibrillen hingegen konnte APÁTHY auf seinen Präparaten oft sehr lange Strecken weit verfolgen, mehr in gewelltem Verlauf im contrahirten Nerv, mehr gestreckt im gedehnten.

Stellen wir die Punkte zusammen, welche für die Existenz leitender Fibrillen, gegen RONDE's Theorie des homogenen leitenden Plasmas sprechen: 1) die Räume im Netzwerk sind nicht leer, sondern mit einer granulirten Substanz ausgefüllt (LANG); 2) gute Färbungen mit Indigokarmin zeigen eine dunkle Punktirung auf Querschnitten in der die Maschenräume füllenden Substanz — der Ausdruck der Granulirung LANG's; 3) APÁTHY weist den directen Zusammenhang dieser quergeschnittenen Fasern mit den ebenfalls in den Maschenräumen liegenden Ganglienzellen nach; 4) auf Längsschnitten lassen sich Fasern auf weite Entfernungen hin verfolgen, was bei den Maschenfasern unmöglich der Fall sein kann; 5) gelungene Vergoldungen färben bei APÁTHY die die Streifung des Nerven resp. die Punktirung im Querschnitt bedingenden Fasern dunkel, fast schwarz, die der Querwände und des Netzwerkes hingegen nur hell, was direct auf den verschiedenen Charakter dieser Fasern hinweist; 6) die helle Substanz, welche die Netzsäume ausfüllt und in welcher die noch schwerer als sie selbst different färbbaren Fasern eingebettet liegen, schwindet fast ganz im centralen Theil, in den Commissuren und Ganglien nach RONDE selbst, was, wenn RONDE's Deutung richtig wäre, zu dem Schluss führen müsste, gerade im centralen Theil werde merkwürdiger Weise das leitende, nervöse Element von dem Stützgewebe fast ganz verdrängt: gerade das Gegentheil wäre doch eigentlich eher zu erwarten; 7) der

hellen, homogenen Substanz entspricht der helle Hof, der die Primitivfibrille ausserhalb des Nerven auf dem Weg zu Muskelfasern u. s. w. begleitet, und dieser Hof ist nach APÁTHY mit der myelinhaltigen Scheide des Nerven bei Crustaceen und Mollusken identisch; es wäre jeden Falls auch ein sonderbares Verhalten, wenn die einzelne, den Muskel aufsuchende Fibrille hier aus einer centralen Stützfaser und einem nervösen Mantel bestehen sollte — gerade das Umgekehrte wie bei andern Nerven. Da diese Structur aber nach ROHDE bis in die Oligochäten hinein gelten müsste, so verliert sie noch an Wahrscheinlichkeit.

Diese Punkte sprechen alle dafür, dass neben dem Stützgewebe noch andere Fasern vorkommen, zweitens, dass ROHDE's Theorie vom leitenden homogenen Plasma unhaltbar ist, und drittens direct dafür, dass die feinen Fibrillen, die im homogenen Plasma längs verlaufen, das eigentlich nervös Leitende sind.

Die Nerven der Cestoden bestehen somit aus folgenden Theilen:

- 1) einem Stützwerk aus maschenartig verlaufenden Fasern, den Gliafasern, welches dem Grundgewebe angehört,
- 2) einer homogenen hellen Substanz, welche die Hohlräume des Maschenwerks ausfüllt,
- 3) feinen Fasern, den eigentlich leitenden Elementen, welche in diese Masse eingebettet sind und im Querschnitt deren granulirtcs Aussehen hervorrufen — die leitenden Primitivfibrillen,
- 4) Ganglienzellen, für dieselbe Species gleich gross, die in den Maschenräumen liegen und mit den Primitivfibrillen in directem Zusammenhang stehen,
- 5) Parenchymzellen, die von aussen her, oder auch im Nerven selbst gelagert, sich an der Bildung des maschigen Stützgewebes betheiligen.

Eine Scheide muss ich allen Cestodennerven absprechen, sowohl in dem Sinne, als werde sie von dem umgebenden Parenchym gebildet, das vielmehr nur ein wenig verdichtet den Nerven und das Ganglion umgiebt, als auch in ZERNECKE's Sinne, der auf fig. 57 und 58 zwei „Hüllzellen“ abbildet, wie sie ihm GOLGI-Präparate zeigten. Sie sollen Zellen sein, „in gewisser Uebereinstimmung mit Parenchymzellen, unterscheiden sich aber von diesen durch bedeutend kürzere Ausläufer“. Ich kann diese Beobachtung nicht als genügendes Unterscheidungsmerkmal anerkennen, um die Zellen für etwas anderes als Parenchymzellen zu halten, und wenn ZERNECKE späterhin sagt:

„Niemals habe ich mich davon überzeugen können, dass Fortsätze der Hüllzellen ins Innere der Längsnerven hineinragen, wohl aber davon, dass einzelne Fasern der Hüllzellen ins umgebende Parenchym ausliefen“ — so kann ich dem nur entgegenhalten, dass ich solche auflagernde Parenchymzellen mit dem Netzwerk der Nerven direct durch Ausläufer communiciren sah. Eine Hülle muss ich also vor wie nach den Cestodennerven absprechen.

III.

Vergleichend-anatomischer Theil.

Eine vergleichende Uebersicht über das Nervensystem der Cestoden hat bereits NIEMEC versucht, und wenn auch seine Combinationen in vielen Hinsichten richtig sind, mussten sie doch in andern wieder vom Richtigen abirren, da noch zu wenig Material vorlag und die Vergleichung nur auf Grund eines Theils des Nervensystems, der Scolexnerven, vorgenommen werden konnte. Dennoch gelangte er schon damals zu dem Schluss: „Obwohl das Nervensystem der Cestoden morphologisch eine grosse Mannigfaltigkeit bietet, so lässt sich doch eine allen Arten gemeinsame Grundform erkennen.“ Auf das jetzt weit reicher fliessende Material gestützt, muss ich nur diese Grundform anders charakterisiren als er und leite auch einige Theile des Systems in anderer Weise von dieser Grundform ab.

Zuerst müssen wir die am Anfang der Arbeit angebrachte Frage erledigen, was man denn bei Cestoden eigentlich unter dem „centralen“ Nervensystem verstehen muss. Gehen wir von dem für höhere Thiere gültigen Gesichtspunkte aus, so müssen wir hierher alle die Theile rangiren, die die nervöse Einheitlichkeit des Cestodenkörpers bewirken und zugleich selbst keine directen Beziehungen zu irgend welchen Organen eingehen, sondern dies „peripheren“ Nerven überlassen. Nach dieser Definition müsste man aber dem centralen Nervensystem so weite Grenzen setzen, wie ich es in meiner Arbeit gethan, alle Längsstränge mit ihren Commissuren und das sie verbindende unregelmässige Netzwerk als central bezeichnen, ohne Berücksichtigung der Thatsache, dass diese Elemente alle unter einander absolut nicht gleichwerthig sind.

Ich gebe zu, dass diese Ausdehnung des Begriffs „central“, wenn auch functionell ganz annehmbar, rein morphologisch als Widerspruch erscheinen muss, da man ein im ganzen Körper verbreitetes Netzwerk

nicht als „centralen“ Theil bezeichnen sollte; jeden Falls ist diese Auffassung aber noch richtiger als die von NIEMEC, der einen willkürlichen Schnitt zwischen Scolex und Proglottiden macht, die Nerven im erstern central, in dem zweiten peripher nennt. LANG kann für seine Polycladen eine solche Unterscheidung machen, da eine besondere Gehirnkapsel einen Theil des Nervensystems deutlich abscheidet, wenn es auch fraglich ist, warum die innerhalb der Kapsel gelegenen Commissuren andrer Natur sein sollen als die wenig ausserhalb verlaufenden; für die Cestoden bemerkt aber NIEMEC selbst, dass eine Scheidewand hier absolut nicht zu ziehen ist, und doch will er Scolex und Kette in Bezug aufs Nervensystem trennen, und zwar eigentlich nur, weil ihm die Längsnerven „stets andere Structurverhältnisse als der centrale Knoten, in welchem sämtliche Nervenzweige entspringen“, zu haben scheinen. Das ist aber ein doppelter Fehler: erstens ist die Structur des „Gehirns“ und der Längsnerven im Princip absolut die gleiche; bei dem breiten, compacten, im Innern des Körpers gelegenen Organ, das nicht so den Zerrungen bei jeder Gelegenheit ausgesetzt ist, werden nur logischer Weise die nervösen Elemente, Fasern und Ganglienzellen das Uebergewicht über die Stützelemente erlangen, die eben als Nothbehelf in den Längsnerven stärker entwickelt sein müssen. Im Uebrigen aber kann ich keinen Unterschied zwischen dem centralen Knoten und den Hauptlängsnerven finden, denn die hier spindelförmigen, dort ovoiden Ganglienzellen sind, wie ich bereits oben ausführte, ebenfalls in dieser Variation nur ein Product mechanischer Einflüsse. Zweitens aber ist es falsch, dass sämtliche Nervenzweige im centralen Knoten entspringen. Die Hauptcommissur ist nur eine Brücke zwischen den Hauptnerven, durch welche die Fasern der Nerven communiciren; die medianen (dorsalen und ventralen) Nerven entspringen nicht etwa aus ihr, sondern kreuzen nur in ebenso continuirlichem Verlauf ihre Fasern mit denen der Hauptnerven. Wir haben hier also kein Centralorgan mit ausgehenden Zweigen vor uns, sondern ein Chiasma.

Ebenso wenig also, wie man der Structur nach den nervösen Knoten im Scolex den Längsstämmen gegenüber stellen kann, lässt sich die Commissur selbst als centraler Theil aufstellen.

Entspringen nun die medianen Stämme nicht aus der Hauptcommissur, so liegt weiter kein Grund vor, sie den Hauptstämmen nicht gleich zu stellen. Andererseits werde ich späterhin zeigen, dass

die medianen Nerven nichts weiter sind als differenzirte Theile des unregelmässigen Maschenwerks, auf welches sich sicher in letzter Linie auch die Hauptlängsstämme zurückführen lassen werden, und so giebt es keinen Grund, dieses Maschenwerk morphologisch anders zu deuten als die Längsstämme selbst, zumal es nicht in directe Verbindung mit Organen tritt, also keinen irgend peripheren Charakter verräth. Wir müssen also, um consequent zu bleiben, sowohl die medianen Längsstämme (und dem entsprechend auch die secundären, wie z. B. die bei *T. crassicollis* im Collum) mit zu dem centralen Nervensystem rechnen als auch das unregelmässige Netzwerk und seine andern Derivate, die den centralen Charakter wahren.

Es ist immerhin ein Nothbehelf, wenn wir bei den Cestoden von centralen und peripheren Nerven sprechen, allerdings einer, der in morphologischer Hinsicht nicht zu umgehen ist. Eine rein sachliche, wenn auch weniger bequeme Eintheilung wäre eher in anderer Richtung zu finden: nach ihr würden die Nerven in primäre und secundäre zerfallen, von denen man die rein functionellen trennen müsste. Alle sind sie auf gleicher Grundlage, aus dem Netzwerk entstanden, doch die zweiten erst hervorgerufen durch die erstern, als Verbindungen derselben etc., während die dritten, die functionellen, als Anpassungsbildungen im Zusammenhang mit den besondern Functionen dienenden Organen sich entwickelt haben, wie z. B. die Ringe am Rostellum.

Die primitive Form des Nervensystems, welche bei den gemeinsamen Vorfahren der Cestoden geherrscht haben muss, finden wir nirgends mehr rein, wenn auch Reminiscenzen zahlreich vorhanden sind. Als solche Reste ursprünglichen Verhaltens müssen wir überall das unregelmässige Netzwerk ansehen, das ununterbrochen den ganzen Cestodenkörper durchzieht. Bei allen Cestoden haben sich aber schon dauernd aus ihm die beiden Hauptlängsnerven herausdifferenzirt, und so leiten wir denn alle bei den verschiedenen Gruppen vertretenen Typen des Nervensystems von diesen zuerst auftretenden Theilen ab: den Hauptnerven, die vorn im Scolex mit einander in Verbindung treten, und dem unregelmässigen Netzwerk.

Die ganze Fortentwicklung der Cestodennerven vom einfachsten heute existirenden Typus der *Ligula* bis zu den complicirtest gebauten Tänien beruht auf dem Umstand, dass sich bei allen Arten aus den Maschenfäden des Netzwerks ausser den Hauptlängsstämmen noch

andere Längsnerven heraus differenziren. Gerade diese Längsnerven, welche sich für die verschiedenen Typen ganz charakteristisch anlegen, weisen aber meiner Ansicht nach darauf hin, dass wir unter den Cestoden mehrere selbständige Gruppen zu unterscheiden haben, die sich neben einander aus gleicher Grundform entwickelt haben, dass man also z. B. die Bothriocephalen nicht als weitere Entwicklungsstufe der Liguliden ansehen darf, sondern als gesonderten Nebenstamm aus gleicher Wurzel.

Den niedrigst stehenden Typus in der ganzen Reihe bilden die nahe verwandten *Ligula* und *Schistocephalus*. Sie besitzen zwar eine weit höhere Zahl von Längsnerven als irgend ein anderer Cestode; dass aber hier die Längsstämme ohne jede secundäre Differenzirung alle völlig gleichwerthig neben einander stehen (die Hauptnerven natürlich in gewissem Sinne ausgenommen), weist auf die niedrige Stellung der beiden Cestoden hin. Die Abwesenheit einer differenzirten Entwicklung der Nerven hängt eben mit der geringen Anpassung des Thieres an die Verhältnisse des Darmparasitismus zusammen, die Sauggruben sind zu unbedeutend, um eine weiter gehende Veränderung der Scolexinnervation zu veranlassen. — Das unregelmässige Maschenwerk ist recht stark verändert. Nur im obersten Theil des Thieres finden wir es noch zwischen den Längsstämmen erhalten, weiter nach hinten zu haben sich die Maschen bereits zu Ringcommissuren differenzirt, die sich als Reifen um die Längsnerven legen. Die völlig isolirte Stellung der Liguliden unter den Cestoden erhellt aus zwei nirgends mehr wiederkehrenden Bildungseigenthümlichkeiten: der dichotomischen Theilung der Längsnerven in zwei Richtungen, die zur Bildung der innern und äussern Nebennerven führt, und dem Auftreten der radiären Commissuren. Sie können an sich nicht Wunder nehmen, da ZERNECKE nachwies, dass bei *Ligula* Ganglienzellen nicht nur gebunden an die Längsnerven und die Commissur auftreten, sondern auch frei im Parenchym gefunden werden; das Nervensystem ist hier eben recht diffus, und so konnten sich hier die verbindenden radiären Bahnen entwickeln, die bei den höher stehenden Cestoden nicht mehr vorkommen können.

Höher als die Liguliden stehen schon die Bothriocephalen: sie reihen sich, im Gegensatz zu jenen niedersten Arten, schon den übrigen Cestoden dadurch an, dass ihre Längsnerven der Zahl nach fest beschränkt sind. Es sind ihrer ausser den Hauptnerven vier Paare, so dass die später immer wiederkehrende Zahl der zehn Nerven schon

hier auftritt. Die Nerven sind deshalb aber denen der Tänien nicht auch homolog.

Bei den Tänien finden wir stets drei Arten von Längsnerven: die Hauptnerven, die Begleitnerven und die medianen Stämme. Typisch ist es hierbei, dass Ringcommissuren bei ihnen stets alle zehn Nerven umschliessen. Anders bei den Bothriocephalen. Im Collum des *B. hians* finden wir die zehn Nerven in der typischen Lagerung, wie sie bei Tänien üblich ist, so dass man zur Homologisirung verleitet werden könnte; steigen wir aber wenig höher in den Scolex hinauf, so sehen wir, dass die Commissuren zwischen den Hauptnerven nur die seitlichen Nebennerven mit einschliessen (zwei Paare), nicht auch die hintern, die man im Collum der Lage nach für Begleitnerven halten könnte. Diese hintern Stämme sind also den Begleitnerven der Tänien nicht homolog, was sich auch daraus ergibt, dass sie selbständig, ebenso wie die seitlichen Nebennerven, aus den Ganglien entspringen, während die echten Begleitnerven unterhalb der Ganglien von den Hauptlängsnerven selbst absplitteln, wie wir weiter unten sehen werden. Dieses Verhalten der hintern Nebennerven ist um desto lehrreicher, als beim *B. rugosus*, wo die weniger tief einschneidende Sauggrube die betreffenden Nerven nicht nach hinten zu verdrängt, diese zwischen die Hauptnerven und die seitlichen Stämme einrücken und in Folge dessen auch mit in die Commissur eingeschlossen werden — das Verhalten wäre hier noch täuschender als im Collum des *B. hians*; doch entspringen auch beim *B. rugosus* alle acht Nebennerven direct aus den Ganglien.

Wir haben also bei den Bothriocephalen als Zeichen höherer Entwicklung die starke numerische Reduction der Längsstämme, doch bleiben die acht Nebennerven einander und, dem Ursprung nach, auch dem Hauptstamm gleichwerthig.

Eine bedeutende Veränderung des Bothriocephalentypus musste das Verwachsen der Sauggruben und die dadurch bedingte Entwicklung starker Sphinkteren am Vorder- und Hinterende der Saugröhren bei *Solenophorus megalcephalus* hervorrufen. Es lassen sich aber immer noch die einzelnen Theile seines Nervensystems auf dasjenige der Bothriocephalen zurückführen, und zwar am besten auf das des *B. hians*, da man sich den *Solenophorus* als aus einem diesem ähnlichen Bothriocephalen mit sehr tief einschneidenden Sauggruben hervorgegangen vorstellen muss. Parallel den Hauptlängsnerven sehen wir an der Innenseite der Saugröhren die beiden starken innern Saugrohrnerven verlaufen: sie entsprechen ihrer Lagerung nach vollkommen

den seitlichen Nebennerven des *B. hians*, und hier wie dort treten sie mit den erstern durch mehrere Commissuren in Verbindung, die allerdings bei *Solenophorus* in viel geringerer Zahl auftreten. Beim *B. hians* gehen nun von den seitlichen Nebennerven die innern Bogenerven parallel am Sauggrubenende ab: stellen wir uns die Sauggrube verwachsen vor, wie es beim *Solenophorus* der Fall ist, so schliessen sich beide Bogenerven zum vollen Ring, und mehrere solcher Ringe finden wir in der That am obern Sphinkter. Einer derselben, der vorzüglich die Innervation der starken Musculatur des Sphinkters übernommen hat, ist besonders stark ausgebildet — der Hauptrundnerv. Die weitem Nerven der Saugröhren, die Längsfasern, muss man hingegen als spezifische Bildungen des *Solenophorus* auffassen, falls mir nicht etwa Fasern entgangen sein sollten, die bei den Bothriocephalen ebenfalls parallel der Sauggrubenwandung der Länge nach die einzelnen Commissuren und Bogenerven verbinden.

Nervenstränge, die den hintern Nebennerven der Bothriocephalen entsprechen würden, habe ich bei *Solenophorus* im Scolex umsonst gesucht. Durch die Saugröhren wird auch das Parenchym auf ein so schmales Septum zusammengedrängt, dass ihre Abwesenheit sehr möglich ist. Desto seltsamer ist es, dass die Proglottiden alle zehn Längsnerven aufweisen. Die quasi-medianen führte ich bereits im anatomischen Theil auf die seitlichen Nebennerven d. h. die innern Saugrohrstränge zurück; da ich aber im Scolex jede Spur hinterer Nebennerven vermisste, so muss ich annehmen, dass in diesem Falle die andern vier Längsnerven in den Proglottiden erst nachträglich entstanden, d. h. von den Hauptlängsnerven abgetrennt worden sind, was sie dann als echte Begleitnerven charakterisiren müsste. Wenn das mir auch sehr wahrscheinlich scheint (die in Fig. 24 abgebildete kurze Strecke eines vom Hauptlängsnerven unterhalb des Ganglions abgezweigten Begleitnerven spricht auch dafür), so will ich dies dennoch nur mit allem Vorbehalt geben.

Wir kommen nun zu dem höchst stehenden Typus des Nervensystems, dem der Tänien. Von allgemeinen Gesichtspunkten aus kann man hierbei die Cystotänien mit den Anoplocephalinen zusammen behandeln, da sie in den Hauptsachen übereinstimmen; im Einzelnen treten aber viele eingreifende Unterschiede hervor, die sich in den functionellen Nerven äussern.

Als allgemein gültig für alle Tänien muss ich nach dem bisherigen Stande unserer Kenntniss die folgenden Theile des Nervensystems aufstellen: zehn Längsstämme (Hauptnerven, typische Begleitnerven

und mediane Stränge) im Scolex und in der ganzen Proglottidenkette; im Scolex als Verbindung der Stränge die Haupt- und die Kreuzcommissur, ein unregelmässiges Netzwerk oder dessen Derivate in den Proglottiden und im Collum, sowie Apicalzweige der Hauptnerven und der Medianstränge.

Die zehn Nerven sind hier nicht mehr alle gleichwerthig. Hauptnerven und mediane sind es noch. Entgegen der bisherigen Anschauung muss ich constatiren, dass die medianen Nerven nicht etwa aus dem Ganglion der Commissur entspringen: die beiderseitigen Mediannerven treten vielmehr nur quer durch die Commissur mit einander in Verbindung; die diese Verbindung herstellenden Nervenfasern lassen sich quer durch die Mitte des Commissuralganglions verfolgen. Die Mediannerven sind also selbständige Gebilde, direct aus dem Netzwerk differenzirt, und sind den Hauptlängsnerven, die auch ihrerseits nicht etwa aus der Commissur entspringen, sondern in dieser nur ihre Fasern continuirlich austauschen, völlig gleichwerthig. Aus der Commissur entspringen überhaupt keine Nerven, ihr Mittelganglion ist nichts als eine nothwendige Anschwellung dort, wo zwei sich kreuzende Faserzüge die Masse vergrössern. Als centraler Theil des ganzen Nervensystems können mithin die Commissur und ihr Ganglion auf keine Weise angesprochen werden.

Die Hauptcommissur selbst ist nicht durchgehends gleich gebaut. Typisch ist für sie der einfache Verlauf von einem Hauptnerven zum andern, bei *T. perfoliata* aber ist sie deutlich in zwei Längsbänder gespalten, von denen das eine dorsal, das andere ventral verläuft. Wie die *T. perfoliata* als Anoplocephaline auch in anderer Hinsicht nur primitives Verhalten zeigt, so möchte ich auch diese Verdoppelung der Commissur als phylogenetisch altes Merkmal ansehen. So wie alle andern Längsnerven aus dem unregelmässigen Netzwerk sich differenzirt haben, so muss man auch annehmen, dass die Hauptlängsnerven desselben Ursprungs sind. Ist dies aber der Fall, so traten sie im primitiven Zustand vorn durch eine aus dem Netzwerk hervorgegangene Ringcommissur in Verbindung, wie es für viele Tänien noch in den Proglottiden, für alle im Scolex der Fall ist; verengte sich alsdann in Folge der typischen Ausbildung der Saugnapfe, einer Anpassungsbildung ans parasitische Leben, der erwähnte Commissuralring, so musste er zuerst eine doppelte Längscommissur ergeben, wie wir sie bei *T. perfoliata* finden, bevor er, ganz beide

Hälften verschmelzend, in die solide, einheitliche Commissur der Haketänien übergang.

Auf die Hauptcommissur folgt die obere polygonale als constante Erscheinung; die untere ist nicht immer als besonders stark herausgebildeter Ring zu unterscheiden. An diese schliesst sich dann bei den einen Tänien (*T. saginata*, *T. perfoliata*) eine continuirliche Reihe von Ringcommissuren an, die die zehn Nerven in Collum und Proglottiden verbinden, bei den andern nur einige wenige Commissuren noch, an deren Stelle alsbald das unveränderte, unregelmässige Netzwerk tritt (*T. crassicolis*). Auch die constanten polygonalen Commissuren müssen wir als aus dem Netzwerk herausgebildete Ringe betrachten, die ihre Constanz ihren Beziehungen zur Kreuzcommissur und den Saugnäpfen verdanken. Mithin lassen sich alle Nerven, welche den sog. centralen Theil nach NIEMEC im Scolex bilden, auf das Netzwerk zurückführen; Nervensystem in Scolex und Proglottiden sind desselben Ursprungs, die Commissuren im Solex denen der Proglottiden gleichwerthig, wenn auch durch Anpassungserscheinungen different ausgebildet.

Ich erwähnte bereits, dass die Kreuzcommissur die Nervenfasern der medianen Stränge quer durch die Hauptcommissur leitet, muss aber noch darauf hinweisen, dass dies auf zweierlei Weise geschieht: erstens in Form der typischen Kreuzcommissur, wo sich jederseits die von den Mediannerven kommenden Fasern zu einem einheitlichen, die Hauptcommissur durchsetzenden Kreuzast verbinden (*T. crassicolis*, *T. marginata* etc.), zweitens indem je zwei gegenüberliegende Medianerven sich unabhängig von dem andern Paar quer verbinden, so dass zwei Kreuzstämme und die Form des griechischen Kreuzes resultirt (*T. perfoliata*, *T. struthionis*). Es liegt auf der Hand, dass diese zweite Form die ältere ist, aus der die erste später durch Verschmelzung entstand; auch hierin vertreten also die Anoplocephalinen, ebenso wie in Bezug auf die doppelte Hauptcommissur, den phylogenetisch ältern Typus.

Das Gleiche muss selbstredend auch für den oberhalb der Hauptcommissur liegenden Theil des Nervensystems der Fall sein, der bei einem Theil der Tänien sich in Folge des Auftretens des Hakenkranzes und des Rostellums herausgebildet hat. Typisch für alle Tänien sind Apicalzweige, wie wir diese auch bei allen tiefer stehenden Cestoden bis zur *Ligula* hinab constatiren konnten, und zwar setzen sich bei allen Tänien (wo nach ZSCHOKKE andere

Verhältnisse vorliegen sollen, behaupte ich, dass die Beobachtung irrtümlich ist) die Hauptlängsnerven in je zwei, jeder Mediannerv in je einen Apicalzweig fort. Diese Aeste sind ganz ebenso wie die eigentlichen Längsnerven, deren directe Verlängerung sie sind, als Differenzirungen des unregelmässigen Netzwerks anzusehen ¹⁾).

Bei den Hakentänien nun, welche zur Bewegung des Hakenkranzes ein mächtiges Rostellum ausbilden, hat sich an der Basis des letztern secundär ein Ring ausgebildet, der die acht Apicalzweige verbindet, so dass nun von einer grössern Oberfläche aus die Musculatur des Rostellums innervirt werden kann. NIEMEC gelangt ganz richtig zur Erkenntniss der secundären Bildung dieses Rostellarringes und lehnt jede Homologisirung desselben mit dem Schlundring der Trematoden ab. Eine solche wäre auch mehr als gewagt, da wohl kaum jemand unsere Cestoden direct von den Trematoden, so wie sie jetzt ausgebildet sind, ableiten wird, und ganz in demselben Sinne ist auch JOSEPH's Hypothese abzulehnen, dass die Duplicität der Hauptcommissur (die er übrigens bei *T. crassicollis* gesehen haben will, wo sie absolut fehlt) mit dem Schlundring der Trematoden in Verbindung stehe. JOSEPH weist zur Bekräftigung seiner Anschauungsweise darauf hin, dass ja schon bei den Trematoden die ventrale Commissur des Schlundringes bedeutend schwächer sei als die dorsale; seine Beweisführung wird aber direct dadurch widerlegt, dass bei dieser Homologisirung die einfache Hauptcommissur durch den Schwund der einen Ringhälfte entstanden sein müsste, während sie de facto durch die Verschmelzung zweier Commissuren entstanden ist.

Secundär aus dem Rostellarring erheben sich die Apicalfasern, ebenso rein functionelle Nerven wie der Apicalring, zu dem sie sich weiter oben vereinigen; Fasern und Ring konnte ich nur bei der am stärksten von allen mir vorgelegenen Tänien entwickelten *T. crassicollis* nachweisen, doch vermuthe ich ihr Vorhandensein auch für *T. coenurus*, so wie ZSCHOKKE wenigstens die Apicalfasern für *T. litterata* nachgewiesen hat.

1) Die Frage bleibt offen, ob die doppelten Apicalzweige der Hauptnerven nicht phylogenetisch so deutbar sind, dass auch die Hauptlängsnerven seiner Zeit doppelt waren wie die Commissur und auf diese Weise vier Hauptlängsnerven, durch eine Ringcommissur verbunden, der ursprüngliche Zustand waren, entsprechend den vier Wassergefässstämmen, die sich bis heute erhalten haben, wenn auch das eine an Bedeutung sehr zurücktritt.

Bei den Anoplocephalinen können selbstredend alle diese functionellen Rostellumnnerven gar nicht zur Ausbildung kommen; so sehen wir denn auch bei *T. perfoliata* und *T. mamillana* die Apicalzweige frei nach oben zu auslaufen, was im Allgemeinen, wie wir uns auch für *Ligulidae* und *Bothriocephalidae* überzeugten, der primäre Zustand ist. Man könnte nur die Frage aufwerfen, ob wir es bei der *T. perfoliata* z. B. mit einer Rückbildung, wie bei *T. saginata*, zu thun haben, oder ob jene den ursprünglicheren Typus repräsentirt, und in dieser Beziehung giebt uns die Vergleichung des Nervensystems eine positive Antwort dahin, dass wohl die *T. perfoliata* keine Rückbildung repräsentirt, sondern niemals Rostellum und Hakenkranz sowie die dazu gehörigen Nerven besessen hat.

Die *T. perfoliata* nimmt, wie aus frühern Andeutungen hervorgeht, eine phylogenetisch ältere Stufe ein: die doppelte Hauptcommissur weist darauf hin, ebenso der gesonderte Verlauf der beiden Kreuzcommissuren. Während nun die *T. saginata*, die ihr Rostellum so weit zurückgebildet hat, dass der Muskelcomplex des rudimentären Bulbus sich nicht mehr scharf gegen die umfassende Körpermusculatur absetzt, den Ring, wenn auch wenig scharf ausgeprägt, noch bewahrt hat, sehen wir bei *T. perfoliata* keine Spur einer obern Verbindung der Apicalzweige. Ja, noch mehr: die Apicalzweige divergiren geradezu nach oben hin, was dem Verhalten bei allen Tänien mit Rostellarring direct widerspricht. Und wenn wir dann noch in Betracht ziehen, dass nach LÜHE der axiale Muskelzapfen kein Rudiment ist, sondern die ganz bestimmte Function hat, die Bewegung der Saugnäpfe und die dadurch bedingte Fixirung des Thieres an der Darmwand des Wirthes, und dass er zugleich an der Stelle liegt, wo sonst das Rostellum zur Ausbildung hätte kommen müssen: dann müssen wir uns sagen, dass hier bei *T. perfoliata* ein Rostellum mit den zugehörigen functionellen Nerven nicht etwa secundär wieder verschwunden ist, sondern dass sie primär den Zustand der rostellumlosen Tänien vertritt.

Um einer irrthümlichen Deutung einiger Ausdrücke vorzubeugen, möchte ich hier noch bemerken: wenn ich in Bezug auf *T. perfoliata* die Worte „primär“ und „phylogenetisch älter“ gebrauche, so will ich damit nicht etwa sagen, dass die betreffenden Verhältnisse directe Vorstufen der bei den Cystotänien vorliegenden darstellen. Cystotänien und Anoplocephalinen betrachte ich als zwei gesonderte Zweige aus der gleichen Wurzel und will mit jenen Ausdrücken nur sagen, dass bei *T. perfoliata* noch Verhältnisse vorliegen, welche auch in der

phyletischen Entwicklung der Cystotänien aufgetreten sind und für diese jetzt einen überwundenen Standpunkt darstellen.

Interessant ist es, dass die Vogeltänie *T. struthionis* sich in Bezug auf die Kreuzcommissur dem Typus der Anoplocephalinen anschliesst, während sich doch sonst, nach LÜHE z. B. in Bezug auf den Bau des Rostellums, die Vogeltänien so weit von den Cystotänien entfernen.

Gehen wir jetzt vom Scolex zu Collum und Proglottiden über, so sehen wir hier noch ursprünglicher den primären Typus erhalten: alle Commissuren, die wir in der Gliederkette sehen, lassen sich auf das unregelmässige Netzwerk zurückführen.

Zuerst will ich nochmals als allgemein gültigen Satz eines betonen: es giebt meines Erachtens keine Tānie, die nicht in der ganzen Kette alle zehn Längsnerven bewahrte. Diese, zum Theil selbst aus dem Netzwerk heraus differenziert (die Begleitnerven ausgenommen, die erst secundär in Folge der Musculaturverhältnisse von den Hauptlängsnerven abgespalten werden), sind ursprünglich von dem Netzwerk unter einander verbunden gewesen. Von diesem Netzwerk lassen sich nun, wie ich bereits in meiner vorläufigen Mittheilung ausführte, zwei Typen von Commissuralverbindungen der Tānien ableiten: bei den einen zerfällt das ganze Netzwerk in einzelne Ringcommissuren, wie bei *T. saginata*, *T. perfoliata*, *T. mamillana*, bei den andern bleibt das Netzwerk zum Theil weiter bestehen und bildet nur am Hinterende, manchmal auch am Vorderende jeder Proglottis eine Ringcommissur aus — *T. crassicolis*. Der erste Typus kann noch in der Beziehung weiter eingetheilt werden, dass bei *T. perfoliata* z. B. die Ringcommissuren immer in constanter Anzahl in jeder Proglottis auftreten, während andere eine unbestimmte Zahl derselben entwickeln.

Für den selbständigen Charakter der *T. perfoliata* spricht auch die Aufrechterhaltung des doppelten Verlaufes der Längsmusculatur, die wieder eine Verdoppelung der Nervenringe nach sich zieht. Wir haben in diesem Fall genau dasselbe Verhalten wie bei *Ligula* und *Schistocephalus*: wie bei der erstern liegt das äussere Netzwerk zwischen den innern und den äussern Längsmuskeln, da beiden die äussern Transversalmuskeln des *Schistocephalus* fehlen; wir haben es also hier bei der *T. perfoliata* mit echten Aussennerven zu thun, die jenen der *Ligulidae* vollkommen homolog sind.

Was den Verlauf der Längsnerven anbelangt, so ist es allgemein verbreitet, dass dieselben im Collum im Vergleich zum Scolex dünner werden, beim Eintritt in die Proglottiden aber wieder zunehmen; in reifen Proglottiden, wo die Geschlechtsorgane die Musculatur oft auf ein Minimum beschränken, werden auch die Nerven zum Theil rückgebildet, stets aber alle zehn gleichmässig und nie so weit, dass die einen oder die andern ganz verschwinden. Der Verlauf in der Gliederkette ist meisten Theils kein gestreckter, selbst bei grösster Dehnung der Cestoden. Ganz abgesehen von der *T. perfoliata* und *T. mammilana*, wo die Kürze der Proglottis besondere Ausbuchtungen bedingt, verschmälert sich der Nerv am Hinterende jeder Proglottis, da wo er das an der Communication verbreiterte Wassergefäss umgeht, bedeutend.

Der Querschnitt der Nerven der meisten Tänien ist nicht im ganzen Verlauf der gleiche. Im Scolex ist er oval, und zwar steht die längere Axe immer senkrecht auf der dahinter liegenden Körpergrenze; im Collum haben die Nerven meist runden Querschnitt, dem engern Raum entsprechend, auf den meist eine starke Musculatur zusammengedrängt ist, während sie in den Proglottiden wieder oval werden, jetzt aber in umgekehrtem Sinne, wie sie im Scolex gelagert sind: die Längsaxe des Hauptnervenquerschnitts liegt also dorsoventral, die der Mediannervenschnitte frontal, parallel den breiten Flächen der Kette. Ein Verschmelzen der beiderseitigen Hauptlängsnerven, wie WILL es bei *Caryophyllaeus mutabilis* constatirt haben will, kommt bei von mir untersuchten Cestoden, soweit ich Endproglottiden untersuchen konnte, nicht vor; jeder Hauptnerv läuft vielmehr, nachdem er sich allmählich stark verjüngt, isolirt aus und verliert sich im Parenchym unterhalb des Epithels.

Constant sind feine Nervenäste, die am Hinterende jeder Proglottis zum Aussenrand vom Hauptlängsnerven abgehen. Dasselbe scheint auch für feine Fasern zu gelten, die in entgegengesetzter Richtung ins Parenchym eindringen und zu den Genitalorganen gehen; so wahrscheinlich dies auch a priori scheint, so hat man diese letztern Nerven doch nur wenige Mal gefunden (z. B. TOWER für *T. planissima*, ZSCHOKKE und auch ich für *B. rugosus*). Auch ihr Vorkommen muss als constant angenommen werden.

Was das Nervensystem der Tetrarhynchen, Acanthobothrien, Anthocephalen etc. anbelangt, so will ich hier im vergleichend-anatomischen Theil auf sie nicht eingehen. Zum grossen Theil sind die bisher hierüber vorliegenden Untersuchungen nicht eingehend, so dass

ich per Analogie jeden Falls ein weit complicirteres Nervensystem bei ihnen voraussetzen muss, zum Theil wieder, wie z. B. bei *Tetrarhynchus*, ist nur der Scolex auf sein Nervensystem besser untersucht. Da ich zudem diese Arten gar nicht in den Händen hatte, so will ich von ihnen hier absehen und verweise auf BRAUN's Bearbeitung des BRONN'schen Werkes, Abtheilung Vermes, wo Literatur und Anatomisches über diese Arten zusammengestellt ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, zum Schluss meiner Arbeit vor allem Herrn Professor Dr. M. BRAUN meinen ergebensten Dank für die Unterstützung und Anregung während der Ausführung meiner Arbeit in seinem Institut auszusprechen, ebenso Herrn Geheimrath Prof. Dr. FR. E. SCHULZE, in dessen Institut ich ein Semester arbeitete; Herrn Dr. M. LÜHE, Assistenten am Königsberger Zoologischen Museum, der mich in der Tinctionstechnik förderte und mir auch einige seiner Präparate zur Untersuchung überliess, bin ich ebenfalls sehr verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- 1) APÁTHY, ST., Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mittheilung, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 12, 1897.
- 2) BRAUN, M., in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 3, Vermes, Cestodes.
- 3) COHN, L., Zur Kenntniss der Nerven in den Proglottiden einiger Tänien, in: Zool. Anz., Jg. 1897.
- 4) CRETY, C., Ricerche anatomiche ed istologiche sul genere Solenophorus CREPL., 1890, aus: Atti Accad. Lincei, Mem. (Ser. 4).
- 5) GRIESBACH, H., Ueber das Nervensystem von Solenophorus megalcephalus. Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cestoden, in: Arch. mikr. Anat., V. 22, 1883.
- 6) KAHANE, Z., Anatomie von Taenia perfoliata G. als Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 34, 1880.
- 7) KÖHLER, E., Der Klappenapparat in den Excretionsgefässen der Tänien, *ibid.*, V. 57, 1894.
- 8) LANG, A., Die Polycladen des Golfes von Neapel, in: Fauna, Flora, Golf Neapel, 1884.
- 9) LÜHE, M., Zur Morphologie des Tänienscolex. Inaug.-Diss., Königsberg 1894.
- 10) —, Zur Kenntniss der Musculatur des Tänienkörpers, in: Zool. Anz., V. 19, 1896.
- 11) —, Das Nervensystem der Ligula in seinen Beziehungen zur Musculatur, *ibid.*
- 12) NIEMEC, J., Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 7, 1886.
- 13) —, Recherches sur le système nerveux des Ténias, in: Rec. zool. Suisse, V. 2, 1885.
- 14) ROHDE, E., Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen, in: Zool. Beiträge SCHNEIDER, V. 3, 1892.
- 15) ROBOZ, Z., Beiträge zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 37, 1882.
- 16) TOWER, WM. L., On the nervous system of Cestodes, in: Zool. Anz., V. 19, 1896.
- 17) WILL, H., Anatomie von Caryophyllaeus mutabilis RUD., *ibid.*, V. 56, 1893.
- 18) ZERNECKE, E., Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1895.
- 19) ZSCHOKKE, F., Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, Genève 1888.

Erklärung der Abbildungen.

<i>HN</i> Hauptlängsnerv	<i>RR</i> Rostellarring
<i>BN</i> Begleitnerv	<i>SN</i> Saugnapfnerv
<i>MN</i> Medianer Nerv	<i>HK</i> Hauptcommissur
<i>AZ</i> Apicalzweig	<i>KK</i> Kreuzcommissur

Tafel 6.

Fig. 1—6. *Taenia crassicollis*.

Fig. 1. Flächenschnitt. *s* secundäre Längsnerven, *a* obere polygonale Commissur, *b* untere polygonale Commissur.

Fig. 2. Flächenschnitt. *r* Faser vom Apicalzweig durch das Kissen ins Rostellum dringend.

Fig. 3—5. Drei Querschnitte oberhalb des Rostellarringes, der auf dem ersten Schnitt noch zur Hälfte erscheint. Fig. 4 zeigt die aufsteigenden Apicalfasern, Fig. 5 den Apicalring.

Fig. 6. Herantritt einer Nervenfaser *N* an den Saugnapf und Eindringen derselben; bei *a* bildet die eingebogene Cuticula einen kurzen Eingangscanal.

Fig. 7—10. *Taenia perfoliata*.

Fig. 7. Flächenschnitt, den freien Verlauf der Apicalzweige zeigend.

Fig. 8. Dasselbe im Flächenschnitt für die Mediannerven.

Fig. 9. Abgang der Apicalzweige.

Fig. 10. Oberflächlicher Flächenschnitt mit den Ringcommissuren zwischen dem einen Dorsalnerven und dem Begleitnerven, je drei in jeder Proglottis.

Tafel 7.

Fig. 11—16. *Taenia perfoliata*.

Fig. 11. Stück eines Querschnittes durch eine Proglottis. *a* Ein Theil einer der drei Commissuren, *b* das entsprechende Stück des durch radiäre Fasern mit der Commissur verbundenen Aussenringes, *c* vom Aussenring ins Parenchym ausstrahlende Nervenfasern, *d* äussere Längsmuskeln, *e* innere Längsmuskeln, *f* innere Transversalmuskeln, *Cu* Cuticula.

Fig. 12. Ein Sagittalschnitt quer durch die Hauptcommissur. Man sieht die beiden Hälften der Commissur gesondert neben einander verlaufen. *a* Wassergefässe.

Fig. 13—16. Querschnitte durch den Scolex wenig über der Hauptcommissur und durch dieselbe. Auf Fig. 13 alle 8 Apicalzweige,

auf Fig. 14 sind sie noch am Hauptnerven nicht gesondert. Fig. 15 zeigt den obern Theil der Commissur, daneben die untersten Theile der Apicalzweige der Mediannerven, von denen auf Fig. 16 der eine durch einen gesonderten Nerven mit der Commissur in Verbindung tritt. *S* Saugnäpfe.

Tafel 8.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch den Scolex von *T. perfoliata*. Eintritt eines Saugnafnerven in den Saugnaf. Die Faser durchsetzt die Musculatur und endet im Kolben *a*.

Fig. 18 und 19. *Taenia cucumerina*.

Fig. 18. Sagittalschnitt. *a* Querschnitt des Netzwerkes, *W* Wassergefässcanal, *G* Genitalorgane, *L* Längsmusculatur.

Fig. 19. Oberflächlicher Frontalschnitt. *N* Fasern des unregelmässigen Netzwerkes, *W* Wassergefäss, *U* Uterus.

Fig. 20. *Taenia saginata*.

Fig. 20 a. Die Hälfte eines Proglottidenquerschnittes. *a* Ausstrahlende Nerven vom Hauptlängsstamm, *R* Ringcommissur.

Fig. 20 b. Querschnitt durch eine Proglottis. Ebenso.

Fig. 21. *Taenia struthionis*. *acc* Accessorische Längsnerven, *p.c* der die medianen Nerven verbindende Theil der (obern) polygonalen Commissur, *R* Rostellum.

Fig. 22—23. *Bothriocephalus rugosus*.

Fig. 22. Flächenschnitt. Am Hinterende der Proglottis geht vom Hauptnerven *HN* ein Genitalnerv *gn* ins Parenchym ab.

Fig. 23. Derselbe Genitalnerv an seinem Abgang, stärker vergrößert.

Fig. 24. Flächenschnitt durch *Solenophorus megalcephalus*. *BN* ein kurzes Stück eines in den Hauptnerven *HN* wieder zurückkehrenden Begleitnerven, *rn* radiärer Nerv zum Mediannerven *MN*, *il* innere Saugrohr längsnerven, *al* äussere Längsnerven, *Rn* Ringnerv des obern Sphinkters *VS*, *HS* der hintere Sphinkter, *sr* secundäre Ringfasern.

Tafel 9.

Fig. 25—29. *Solenophorus megalcephalus*.

Fig. 25. Flächenschnitt, ebenso; *a* obere Verbindung der Stämme I.

Fig. 26. Querschnitt. *nw* Theile des unregelmässigen Netzwerkes zwischen den 10 Längsnerven, *Lm* Längsmuskeln, *Tm* Transversalmuskeln.

Fig. 27. Schiefer Sagittalschnitt. *An* Aussennerven, *Sw* Wandung des Saugrohres.

Fig. 28. Sagittalschnitt. *HG* Hauptnervganglion, *Az* Apicalzweig.

Fig. 29. Querschnitt oberhalb der Hauptcommissur. *Hr* Haupt-

ringnerv (auf dieser Seite geht der Schnitt schief nach unten), *aR* accessorische Ringfasern, *Kv* kreuzförmige Commissur der accessorischen Ringfasern, *VS* vordere Sphinkter, *Wg* Wassergefäss des obern Plexus.

Fig. 30—33. *Schistocephalus solidus*.

Fig. 30. Flächenschnitt. *NN* der eine Nebennerv geht allmählich, nach aussen tretend, in den Aussenerven *AN* über, *iT* innere Transversalmuskeln, *iL* innere Längsmuskeln, *aT* äussere Transversalmuskeln, *aL* äussere Längsmuskeln.

Fig. 31. Ein ähnlicher Flächenschnitt, Musculatur ebenso wie in Fig. 30. *NN* Nebennerv, *AN* Aussenerv, *Az* Apicalzweige.

Fig. 32. Schief durchgelegter Flächenschnitt durch die peripheren Theile des Vorderrandes. *NN* Nebennerven mit Commissuren; *d.t* Stelle der dichotomischen Theilung eines Nebennerven.

Fig. 33. Medianer Flächenschnitt durch das Hinterende. *AN* Aussenerven, *i.r.A* innere Reihe der Aussenerven, *rN* radiäre Commissuren zwischen den Hauptnerven *HN* und den beiden Reihen der Aussenerven.

Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia.

Von

Dr. Jan Versluys in Amsterdam.

Hierzu Tafel 10—17 und 1 Textfigur.

Einleitung.

Die mittlere Ohrsphäre der Lacertilier war schon öfters Gegenstand der Untersuchung, doch war die Zahl der untersuchten Arten eine sehr beschränkte, da es fast nur die gemeinsten europäischen Arten waren. Ferner rühren die bezüglichen Arbeiten aus einer Zeit her, da unsere Kenntniss vom Kopfskelet und den Muskeln der Reptilien noch sehr unvollkommen war. Daher sind die Angaben über die Weise, wie die Paukenhöhle von diesen Theilen begrenzt wird, äusserst spärlich.

Seit der kurzen Beschreibung der Paukenhöhle von *Lacerta* und *Anguis* in LEYDIG's Monographie der deutschen Saurier¹⁾ aus dem Jahre 1872 ist keine die ganze Paukenhöhle umfassende Arbeit mehr veröffentlicht. Wohl aber sind seitdem noch verschiedene zerstreute Angaben über die Anatomie der Gehörgegend erschienen. Namentlich waren es die Gehörknöchelchen, welche wegen ihrer grossen Bedeutung für die Frage, wo das Quadratum bei den Säugern zu suchen sei, die Aufmerksamkeit auf sich zogen. Da aber einerseits nur wenige Formen untersucht wurden und andererseits die Angaben der verschiedenen Untersucher nicht mit einander in Einklang zu bringen sind, so schien eine erneute, auf eine grössere Zahl von Arten ausgedehnte Untersuchung sehr erwünscht. Zu dem Zwecke habe ich folgende Lacertilier untersucht:

1) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872.
Zool. Jahrb. XII. Abth. f. Morph.

I. *Lacertilia vera.*

Geckonidae: 1. *Gecko verticillatus*, 2. *Pachydactylus bibroni*, 3. *Thecadactylus rapicaudus*, 4. *Hemidactylus frenatus*, 5. *Ptyodactylus lobatus*, 6. *Tarentola annularis*.

Uroplatidae: 7. *Uroplates fimbriatus*.

Agamidae: 8. *Uromastix spinipes*, 9. *Lophura amboinensis*, 10. *Amphibolurus barbatus*, 11. *Agama colonorum*, 12. *Draco volans*, 13. *Calotes jubatus*.

Iguanidae: 14. *Iguana tuberculata*, 15. *Phrynosoma cornutum*, 16. *Polychrus marmoratus*.

Zonuridae: 17. *Zonurus cordylus*.

Anguidae: 18. *Ophisaurus apus*, 19. *Anguis fragilis*.

Helodermatidae: 20. *Heloderma suspectum*.

Varanidae: 21. *Varanus niloticus*, 22. *Varanus salvator*.

Teiidae: 23. *Tupinambis nigropunctatus*.

Lacertidae: 24. *Lacerta ocellata*, 25. *Tachydromus sexlineatus*.

Gerrhosauridae: 26. *Gerrhosaurus nigrolineatus*.

Scincidae: 27. *Mabuia multifasciata*, 28. *Lygosoma olivaceum*, 29. *Trachysaurus rugosus*.

Amphisbaenidae: 30. *Amphisbaena fuliginosa*, 31. *Trogonophis wiegmanni*.

II. *Rhiptoglossa.*

Chamaeleontidae: 32. *Chamaeleon vulgaris*.

Daneben untersuchte ich *Sphenodon*, den einzigen jetzt lebenden Vertreter der *Rhynchocephalia*, weil eben dieses Genus in der Controverse über die Homologie der Gehörknöchelchen eine sehr wichtige Rolle spielt und noch jetzt die Verhältnisse bei dieser Art sehr verschieden gedeutet werden.

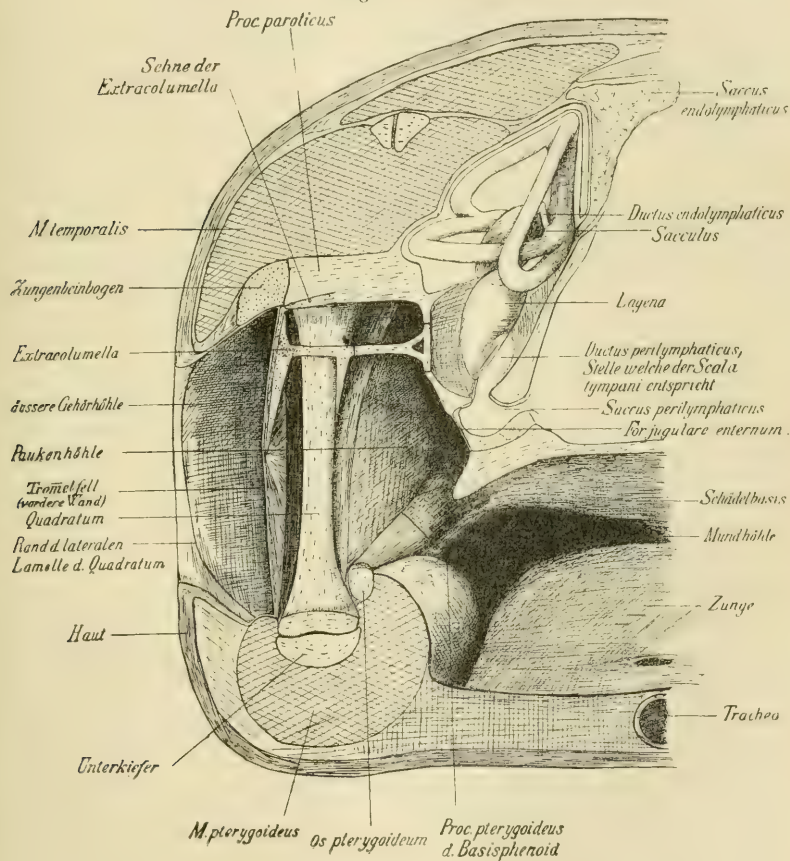
Ich habe auch die Nerven und die Gefässe in der Paukenhöhle berücksichtigt, namentlich ihren Verlauf, über welchen nur spärliche Angaben vorlagen.

Auch stellte es sich bald heraus, dass eine äussere Ohrsphäre bei den Lacertiliern eine verbreitetere Erscheinung und häufig von viel complicirtem Aufbau ist, als aus den bisherigen kurzen Angaben darüber zu ersehen war. Daran schloss sich eine Untersuchung über die verschiedene Art der Rückbildung des Trommelfells bei vielen Lacertiliern. Histologische und embryologische Untersuchungen habe ich nicht angestellt.

Eine zusammenfassende Uebersicht der Literatur wird hier überflüssig sein, einmal weil die ältere Literatur von LEYDIG ¹⁾ und später sehr ausführlich von RETZIUS ²⁾ referirt wurde, dann auch weil die seitdem erschienenen Schriften viel geeigneter bei der Beschreibung meiner eignen Befunde besprochen werden können.

Zunächst mag eine ganz kurze Beschreibung der Paukenhöhle, der Gehörknöchelchen und der äussern Ohrsphäre hier ihren Platz finden, wobei auf untenstehende Fig. 1 verwiesen sei.

Fig. 1.



1) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872.

2) Das Gehörorgan der Wirbelthiere. II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel und Säugethiere, Stockholm 1884.

Die Paukenhöhle ist bei den Lacertiliern ein geräumiger Recessus der Rachenhöhle, welcher caudal vom Suspensorium des Unterkiefers und von den Muskeln der Temporalgrube liegt. Sie steht mit der Rachenhöhle meist in weiter Communication; zur Bildung einer Eustachischen Röhre kommt es nicht.

Die Paukenhöhle wird nicht, wie bei den Säugethieren, von einem besondern Knochen begrenzt, sondern von verschiedenen Skeletttheilen und Muskeln, die alle ihre eigene, von der Paukenhöhle unabhängige Function haben. Sie nimmt nur einen zwischen jenen ausgesparten Raum ein, und dem gemäss ist ihre Form unregelmässig und bei den verschiedenen Lacertiliern auch sehr verschieden. Dabei ist die Gestalt des Kopfs, z. B. ob derselbe breit oder schmal ist, in hohem Grade bestimmend für die Form der Paukenhöhle.

Die in einer Falte der Paukenhöhlenschleimhaut liegende Columella auris besteht aus zwei Stücken, nämlich aus einem knöchernen Stapes und aus der hyalinknorpeligen Extracolumella, welche bis in das Trommelfell reicht. Diese beiden Stücke sind entweder durch ein straffes Gelenk oder durch Synchronrose verbunden. Man muss annehmen, dass diese Verbindung bei den Stammformen aller Sauropsiden durch ein gut ausgebildetes, beschränktere Bewegungen gestattendes Gelenk geschah.

Der Stapes ist bei einigen Geckoniden zum Durchtritt einer ziemlich starken Arterie durchbohrt. Hierin sehe ich eine sehr alte Einrichtung, die den Vorfahren der Amnioten zukam, jetzt nur noch bei einzelnen Lacertiliern, bei sehr vielen Säugern und, vielleicht, bei vielen Vögeln erhalten ist.

Ein Muskel der Columella auris kommt nur bei den Geckoniden vor, wo derselbe als Laxator tympani functionirt.

Von der Extracolumella, soweit sie im Trommelfell liegt, zieht bei allen Lacertiliern, mit Ausnahme der Amphisbaenen, eine elastische Sehne zum Schädel. Die Extracolumella wölbt die Mitte des Trommelfells nach aussen. Der hierdurch erhaltene Spannungszustand des letztern wird noch vermehrt durch den Zug der elastischen Sehne. Diese ist wahrscheinlich dem M. stapedius homolog, der von den Crocodiliern, den Vögeln und von Eidechsen-Embryonen bekannt ist und als Tensor tympani functionirt. Durch diesen Muskel konnte bei den Vorfahren der Lacertilier und wohl aller Sauropsiden die Extracolumella gegenüber dem Stapes in ihrer gelenkigen Verbindung bewegt werden, wobei seine Contraction das Trommelfell spannte.

Jeden Falls deutet das intracolumellare Gelenk auf einen ehemaligen Muskel hin, der Bewegungen in diesem Gelenk bewirkte.

Bei sehr vielen Lacertiliern tritt eine äussere Gehörhöhle auf, die eine sehr verschiedene Ausbildung hat, je nachdem das Trommelfell eine mehr oder weniger tiefe Lage gewonnen hat. Dabei kann das sehr grosse und zarte Trommelfell bis auf eine kleine, äussere Gehöröffnung von der Aussenwelt abgeschlossen werden. Bei einem Theil der Geckoniden tritt ein besonderer Schliessmuskel dieser letztern Oeffnung auf.

Indem die äussere Gehöröffnung sich vollständig schliesst, verschwindet bei vielen Lacertiliern die äussere Gehörhöhle und das Trommelfell.

Bei andern Arten dagegen verschwindet das oberflächlich liegende Trommelfell, indem es vollständig den Charakter der umgebenden Haut annimmt.

Meines Erachtens darf man die Columella auris der Sauropsiden mit der ganzen Kette der Gehörknöchelchen der Säugethiere homologisiren. Jeden Falls ist nicht bewiesen, dass dieser Vergleich unrichtig ist und dass nur die REICHERT'sche Hypothese mit den bekannten Thatsachen im Einklang steht.

Das Loch, welches HASSE und alle spätern Untersucher bei den Reptilien und bei der Gans als Fenestra rotunda gedeutet haben, ist dem gleichnamigen Loch der Säugethiere und des Huhns (HASSE) nicht homolog. Die Fenestra rotunda beim Huhn ist ein vom Foramen jugulare externum abgetrennter Theil. Diese Trennung hat bei der Gans und bei den Lacertiliern nicht stattgefunden. Dagegen zieht bei den Lacertiliern, mit Ausnahme der Amphisbaeniden, die Vena jugularis interna nicht mehr durch dieses Loch aus der Schädelhöhle. Die perilymphatische Höhle des Labyrinths reicht im Foramen jugulare externum bis unter die Paukenhöhlenschleimhaut; der Ductus perilymphaticus hat bei den Lacertiliern und beim Huhn eben vom Canal der Vena jugularis interna Gebrauch gemacht, um bis an die Paukenhöhle vorzudringen. Bei den Säugethieren muss die Fenestra rotunda sich selbständig, unabhängig von dem Vorgang bei den Sauropsiden, entwickelt haben. Ob dabei der Ductus cochlearis (perilymphaticus) und der Canal der Vena jugularis interna in gleicher Weise wie bei den Sauropsiden betheiligt gewesen ist, kann ich nicht entscheiden.

Durch das Foramen jugulare externum tritt bei den Lacertiliern der Nervus glossopharyngeus aus der Schädelwand. Hierin weichen meine Befunde von den bisherigen Angaben ab, nach welchen

dieser Nerv entweder durch ein eigenes Loch oder mit einem der andern Gehirnnerven (Vagus oder Hypoglossus) aus der Schädelfwand tritt.

Es scheint mir nicht mehr fraglich, dass die Verhältnisse der Paukenhöhle bei *Sphenodon*, namentlich die Veränderung des Trommelfells nach Bau und Function und der Zusammenhang des Zungenbeinbogens mit der Columella auris, secundär sind.

Beschreibender Theil.

In diesem Theil beabsichtige ich eine Beschreibung der Befunde bei den einzelnen untersuchten Arten zu geben. Die Reihenfolge der Familien, die hierbei eingehalten werden wird, ist die des bekannten Catalogue of the Lizards in the British Museum N. H. von G. A. BOULENGER. Nur die *Amphisbaenidae* behandle ich am Ende der Lacertilia vera, weil sie in ihrer Paukenhöhlengegend erheblicher von den übrigen Lacertiliern abweichen als diese unter sich. Es würde der Uebersichtlichkeit schaden, sie zwischen *Teiidae* und *Lacertidae* aufzuführen, wie es BOULENGER, von andern Gesichtspunkten geleitet, thut. Untersuchte ich von einer Familie mehrere Arten, so habe ich, so weit thunlich, die am vollständigsten untersuchte und für meinen Zweck typischste zuerst beschrieben und weiterhin die andern Arten damit verglichen.

Lacertilia.

1. Unterordnung: Lacertilia vera.

Fam. Geckonidae.

1. *Gecko verticillatus* LAUR.

Von aussen sieht man bei dieser Art in der Gehörgegend kein Trommelfell, wohl aber eine schmale Spaltöffnung, welche in eine Höhle führt, deren Grund von dem sehr grossen Trommelfell eingenommen wird. Ich nenne diesen Raum „äussere Gehörhöhle“, die demgemäss durch eine „äussere Gehöröffnung“ nach aussen mündet. Beide Vorrichtungen sind den Systematikern schon längst bekannt, genauere Angaben über dieselben scheinen aber noch niemals veröffentlicht zu sein.

Die äussere Gehöröffnung ist eine beinahe verticale Spalte, nur reicht sie ventral etwas weiter nach vorn als dorsal, da ihr hinterer Rand sich ventral über die vordere Begrenzung hin nach vorn ausdehnt (Fig. 2, 3). Ihr vorderer Rand wird vom Quadratum gebildet

und ist denn auch unbeweglich, im Gegensatz zum hintern, der von einer Hautfalte gebildet wird, welche nur Muskeln enthält. Im Rand dieser Falte verläuft ein kleiner Muskel (Fig. 3), der dorsal von der äussern Gehöröffnung von der Rücken-Fascie entspringt, mit seinen vordersten Fasern einen Theil des *M. temporalis* bedeckt, ventral von der Ohröffnung nach vorn umbiegt und sich an der Haut inserirt (Fig. 2). Da letztere dort unbeweglich ist, also einen festen Punkt bildet, der Muskel aber einen gebogenen Verlauf hat, kann derselbe bei Contraction Ursprung und Anheftung einander nicht nähern, sondern nur einen gestreckten Verlauf annehmen. Hierbei bewegt seine Mitte sich nach vorn und zieht die Hautfalte, worin er liegt, also den hintern Rand der Ohröffnung, nach vorn bis auf das Quadratum und schliesst dadurch die Oeffnung vollständig.

Meist ist der Muskel von allen andern deutlich getrennt, bei einem Exemplar hing er aber an seinem Ursprung untrennbar mit dem hinter ihm, gleichfalls von der dorsale Fascie entspringenden *Sphincter colli* zusammen und bildete mit diesem eine continuirliche, oberflächliche Muskelschicht. Der Schliessmuskel ist demnach nichts anderes als ein vorderer, abgetrennter Theil des *Sphincter colli*, welcher eine neue Function und dabei eine andere Insertion mehr nach vorn an der Haut gewonnen hat. Ein Nervenästchen zum Muskel habe ich nicht auffinden können, als Derivat des *Sphincter colli* gehört er aber zum *Facialisgebiet*.

SANDERS, der den nahe verwandten *Gecko (Platydictylus) japonicus* untersuchte, hat den Muskel nicht beschrieben¹⁾. Bei einem Exemplar von *Gecko verticillatus*, dessen Kopf 15 mm hoch war, war die äussere Gehörspalte $4\frac{1}{2}$ mm lang, ihre Breite bei weitester Oeffnung $1\frac{1}{2}$ mm.

Die äussere Gehörhöhle ist ein sehr flacher, über das lateralwärts schauende Trommelfell ausgebreiteter Raum, der sich namentlich caudalwärts und dorsalwärts von der äussern Gehöröffnung so weit ausdehnt, wie das Trommelfell reicht. Ihr kleinster Durchmesser erstreckt sich vom Trommelfell zur lateralen Wand der Höhle, in welcher die äussere Gehöröffnung liegt; der unzweifelhaft grösste Durchmesser ist der verticale.

Nur die vordere und die dorsale Wand der Höhle sind fest. Erstere wird von einer dünnen, zum Quadratum gehörigen Knochen-

1) Notes on the myology of *Platydictylus japonicus*, in: Proc. Zool. Soc. London, 1870, p. 413.

lamelle gebildet, die sich caudalwärts etwas über das Trommelfell biegt, namentlich aber lateralwärts vorspringt (Fig. 5). Dorsal biegt diese Lamelle sich allmählich caudalwärts um, und dort schliesst sich an sie eine straffe Membran an, die sich über der Mitte des dorsalen Trommelfellrandes an den vordern, dorsalen Rand einer Knorpelplatte heftet. Letztere sitzt, am dorsocaudalen Rand des Trommelfells, dem lateralen Ende des Processus paroticus des Schädels fest auf und springt von dort lateralwärts und auch etwas nach vorn und ventralwärts vor; somit schaut die eine Fläche der Knorpelplatte, die Antheil an der Wand der äussern Gehörhöhle hat, nach vorn, ventralwärts und medialwärts. Sie ist der verbreiterte dorsale Theil des Zungenbeinbogens (Fig. 5, 6). Membran und Knorpelplatte wölben sich über den dorsalen Theil des Trommelfells und begrenzen die äussere Gehörhöhle nicht allein dorsalwärts, sondern auch nach aussen, lateralwärts. Die äussere Gehörhöhle reicht dorsalwärts bis an die Membran. Medialwärts inserirt die Membran sich am Quadratum; sie kann grössten Theils verknorpeln, und dann wird ihre Grenze gegen das Quadratum undeutlich. Von hinten und unten legt sich nun über das Trommelfell eine verschiedene Muskeln enthaltende Falte, durch welche vor allem die laterale Begrenzung der Gehörhöhle und die Verengerung der Gehöröffnung zu einer schmalen Spalte bedingt werden. Durch die oben beschriebenen Skelettheile werden diese Muskeln vom Trommelfell abgedrängt und dadurch die äussere Gehörhöhle offen gehalten.

Caudal vom oben beschriebenen Schliessmuskel der Ohröffnung liegt in der caudalen und ventralen Falte der vordere Theil des dicken Depressor mandibulae (Fig. 2, 3), welcher vom Schädel und der dorsalen Fascie, bedeckt vom Sphincter colli und vom Schliessmuskel, entspringt und sich mit seiner vordern Portion am hintern Ende des Unterkiefers inserirt, mit seiner hintern ventralwärts davon an der oberflächlichen Fascie. Letztere will ich als die oberflächliche Portion des M. depressor mandibulae bezeichnen, da G. RUGE¹⁾ sie als C₂ md. superficialis unterschieden hat. Die vordere Portion heisst bei RUGE C₂ md. profundus; da es, wie wir weiter unten sehen werden, bei einigen andern Lacertiliern noch zur Abspaltung einer besondern tiefsten Portion kommt, kann ich für die vordere Portion die Bezeichnung „profundus“ nicht verwenden; sie möge Hauptportion heissen, da sie den ursprünglichen Charakter des Muskels, nämlich die Insertion am

1) Ueber das periphere Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, 1896.

hintern Ende des Unterkiefers, beibehält. Bei *Gecko* theiligt sie allein sich an der Begrenzung der äussern Gehörhöhle (Fig. 7). Auf der medialen vordern Fläche dieses Muskels, welche der äussern Gehörhöhle zugewendet ist, liegt ein kleiner Muskel, der, weit dorsalwärts vom Trapezium und dem Complexus major bedeckt, vom Parietale entspringt und einen länglich runden Bauch bildet, der ventralwärts in eine lange, dünne Endsehne übergeht, welche sich medial vom Depressor am hintern Ende des Unterkiefers inserirt (Fig. 3). Er ist ein Niederzieher des Unterkiefers und wird vom Nervus facialis innervirt. SANDERS¹⁾ hat ihn „digastric“ genannt; RUGE sagt über diesen Muskel, der den von ihm untersuchten Arten nicht zukommt, nichts aus. Ich nenne ihn *M. parieto-mandibularis profundus*; warum ich diesen Namen gewählt und nicht den von SANDERS gegebenen beibehalten habe, soll in § 2 des vergleichenden Theiles dieser Arbeit auseinandergesetzt werden.

Etwas mehr medialwärts und caudalwärts als dieser Muskel liegt, nach innen vom Depressor mandibulae, der Zungenbeinbogen, der von seiner schon erwähnten, dorsalen Endplatte ventralwärts zieht bis zur halben Höhe der caudalen Wand der äussern Gehörhöhle, wo er caudalwärts abbiegt (Fig. 4, 6, 8). Von dieser Stelle geht ein kurzer Fortsatz ab, der sich in ein ventralwärts ziehendes, straffes Band fortsetzt, das sich am Unterkiefer dicht an dessen hintern Ende inserirt und für die Befestigung des Zungenbeinbogens sehr wichtig sein muss. Etwas ventralwärts von seiner dorsalen Platte zeigt der Zungenbeinbogen eine Gliederung.

Genau ventral von dieser Gliederung entspringt vom Zungenbeinbogen ein Muskel, der erst caudal, dann lateral von demselben, ventralwärts zieht und in der Kehlgegend, nach vorn vom Sphincter colli caudal von den intermandibulären Muskeln an die Oberfläche tritt (Fig. 3, 4, 7). Er wird vom ventralen Zweig des N. facialis innervirt [Ramus hyoideus GAUPP²⁾]. SANDERS hat ihn als „middle portion of the Hyomandibular“ aufgeführt. RUGE, der ihn mit C_2 h. v. bezeichnet, beschreibt ihn von *Sphenodon* und weist (p. 342) auf seine Homologie mit dem Stylohyoideus der Säuger hin. Ich nenne ihn demnach auch Stylohyoideus; sein Antheil an der Begrenzung der äussern Gehörhöhle ist ein sehr geringer (Fig. 7).

1) Myology of Platyd. japon., in: Proc. Zool. Soc. London, 1870, p. 414.

2) in: Anatomie des Frosches von ECKER u. WIEDERSHEIM, 2. Aufl., 2. Abth., 1. Hälfte, 1897, p. 148.

Diese Muskeln und der Zungenbeinbogen bilden, wie gesagt, die caudale, laterale Wand der äussern Gehörhöhle und werden denn auch auf ihrer medialen Fläche von der Haut, welche dieselbe unkleidet, überzogen (Fig. 7). Der Zungenbeinbogen und der *M. parieto-mandibularis profundus* sind mit dieser Haut ziemlich fest verbunden, vor allem ersterer und das Band, das von ihm zum Unterkiefer zieht (Fig. 3, 4, 8). Eine kleine Strecke medialwärts vom Zungenbeinbogen und von diesem Band erreicht die caudale Wand der äussern Gehörhöhle den Rand des Trommelfells.

Da all diese Muskeln dorsoventral verlaufen und bei ihrer Contraction diesen Verlauf nicht ändern, werden sie dabei die äussere Gehörhöhle nur in sehr geringem Maasse beeinflussen. Die Bewegungen des Zungenbeinbogens werden durch die feste Verbindung dorsal am Schädel und mittels des straffen Bandes am Unterkiefer sehr beschränkt. Ist aber der Mund geöffnet, dann giebt das Band etwas nach und werden kleine Verschiebungen des Zungenbeinbogens möglich, worauf auch die Gliederung desselben ventral von der Endplatte hinweist; beträchtlich werden diese Bewegungen aber niemals sein.

Der Schliessmuskel der Gehöröffnung zieht bei seiner Contraction den hintern Rand derselben $1\frac{1}{2}$ mm nach vorn, wobei dann ein gleichartiger Zug auf die ganze Hautstrecke ausgeübt wird, welche die hintere laterale Wand der Gehörhöhle bekleidet. Da der *M. parieto-mandibularis profundus* und der Zungenbeinbogen dieser Haut fest verbunden sind, werden sie sich an dieser Bewegung, wenn auch nur in geringem Maasse, betheiligen müssen (Fig. 3, 7). Ihre Elasticität wirkt dem Zug des Schliessmuskels entgegen, und dadurch wird, bei Nachlassen der Contraction des letztern, die Gehöröffnung wieder geöffnet; daran wird sich ferner auch, durch ihre Elasticität, die Haut betheiligen. Der Depressor mandibulae liegt so frei, dass er nicht von der Contraction des Schliessmuskels beeinträchtigt wird und auch beim Oeffnen der Gehörspalte keinen Einfluss hat.

Die ventral von der Gehöröffnung nach vorn ziehende Fortsetzung der dicken, caudalen Falte enthält nur den Schliessmuskel. Vom ventralen Rand geht die Haut der Gehörhöhle erst ventralwärts bis auf den *M. pterygoideus*, dann medialwärts und wieder dorsalwärts auf diesen Muskel bis zum ventralen Rand des Trommelfells (Fig. 3, 4, 8). *Pterygoideus* nenne ich den Muskel, der vom Pterygoid entspringt und sich sowohl an der dorso-medialen als an der ventro-lateralen Oberfläche des retro-articularen Theils des Unterkiefers inserirt. Warum ich dies thue und diesen Muskel nicht mit SANDERS *M. pterygoideus*

externus nenne oder denselben in einen *M. pterygoideus externus* und *internus* trenne, soll später in § 2 des vergleichenden Theils auseinandergesetzt werden.

Die Skelettheile, welche an der Umgrenzung der äussern Gehörhöhle theilhaftig sind (siehe oben), liefern Insertionsflächen für einige Muskeln. So inserirt sich der *Episterno-cleido-mastoideus* an der Fläche der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens, die, von der Gehörhöhle abgewendet, caudal- und etwas dorsalwärts schaut. Diese Anheftung des Muskels wird weder von SANDERS noch von MAX FÜRBRINGER¹⁾ erwähnt, welche beide die Hinterfläche des *Processus paroticus* als Insertionsfläche aufführen. Medialwärts vom *Episterno-cleido-mastoideus* inseriren sich noch an den Zungenbeinbogen die seitlichsten Fasern des *Complexus minor* (SANDERS), der sich im Uebrigen am *Processus paroticus* inserirt. Aus der Thatsache, dass diese Muskeln von der Knorpelplatte entspringen, ist ersichtlich, wie fest und vollständig unbeweglich dieselbe dem Schädel ansitzt. Vom dorsalen Rand derselben sowie von der dorsalen und vordern Fläche der Membran und der Lamelle des *Quadratum*, welche die dorsale und vordere Wand der äussern Gehörhöhle bilden, entspringt ein grosser Theil der Fasern des *M. temporalis*. Auf diesen Muskeln liegen noch der vordere Theil des *Depressor*, der *Parieto-mandibularis profundus* und der Schliessmuskel der Ohröffnung, welche vom Schädel und der dorsalen Fascie entspringen. Somit muss man, um die feste Wand der äussern Gehörhöhle von der Oberfläche des Kopfes zu erreichen, verschiedene Muskeln entfernen. Daraus ist die tiefe Lage des Trommelfells ersichtlich. Der *M. temporalis* nimmt einen beträchtlichen Antheil an der Ueberwölbung des Trommelfells von der dorsalen Seite her.

Die Haut, welche die Wandungen der äussern Gehörhöhle bekleidet, erfährt einige Veränderungen. Der Lederhaut, welche hier 4- bis 5mal dünner ist als in der Nähe der äussern Gehöröffnung, fehlen Verkalkungen. Auch enthält sie viel weniger Pigmentzellen als dort; solche treten nur noch zerstreut, nicht mehr gehäuft auf. Namentlich ist die tiefste Pigmentzellenschicht ganz oder doch beinahe vollständig verschwunden. Auch die Epidermis ist dünner, besonders das *Stratum corneum*.

Auf dem *Quadratum* ist die Haut glatt, auf der hintern Wand aber, entsprechend den leistenförmigen Papillen der Lederhaut, vertical

1) Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Cap. 4, Saurier und Crocodile, in: *Morph. Jahrb.*, V. 1, 1876.

gestreift. Diese Streifung ist nahe der Ohröffnung sehr deutlich, medialwärts verstreicht sie, und die Haut wird glatt.

Das im Grunde der äussern Gehörhöhle liegende, sehr dünne, farblose und somit vollständig durchscheinende Trommelfell hat die Form eines vertical gerichteten Ovals, nur ist seine caudale Seite gerade abgeschnitten (Fig. 6, 8). Es schaut lateralwärts, ein wenig caudalwärts und erheblich dorsalwärts (Fig. 5). Man kann an demselben ein centrales Feld, das durch die Insertion der Columella auris stark kegelförmig lateralwärts vorgewölbt wird, von einer vorn sehr breiten, caudal nur angedeuteten Randzone unterscheiden (Fig. 6, 8, 9). Hierauf sowie auf die Verbindung mit der Columella auris komme ich weiter unten bei der Beschreibung der letztern zurück. Ein kleines dorsales Gebiet des Trommelfells ist dick und nicht zu einer schwingungsfähigen Membran umgeändert.

Das Trommelfell ist sehr gross; so fand ich es bei einem Exemplar, dessen Kopf 24 mm hoch war, 9 mm hoch und $5\frac{1}{2}$ mm breit. Somit war der Kopf nur $2\frac{3}{4}$ mal höher als das Trommelfell.

Bekanntlich ist das Trommelfell bei den Lacertiliern nicht in einem Annulus tympanicus ausgespannt. Sein dorsaler und vorderer Rand inseriren sich an Skelettheilen, nämlich an der Hinterfläche der lateralen Lamelle des Quadratus, die die vordere Wand der äussern Gehörhöhle bildet, und an der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens, sehr nahe dessen medialem, mit dem Processus paroticus verbundenem Rand (Fig. 5, 6, 8). Diese Verbindung ist nicht sehr fest, und auf dem Quadratum wird sie denn auch nicht durch eine Rinne oder eine andere Unebenheit der Oberfläche des Knochens bezeichnet.

Ventralwärts liegt der Rand des Trommelfells auf dem M. pterygoideus (Fig. 5, 6). Er wird hier festgehalten durch die diesem Muskel aufliegende Schleimhaut der Paukenhöhle und durch die Haut der Gehörhöhle.

Von der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens verläuft im caudalen Rand des Trommelfells in ventraler Richtung ein straffes Faserbündel bis in die Mitte dieses Randes, wo dasselbe etwas mehr caudalwärts zieht und sich an das hintere, mediale Ende des Unterkiefers heftet (Fig. 6, 8). Der Rand des Trommelfells aber verläuft von dieser Stelle in einem schwachen Bogen ventralwärts und nach vorn und geht auf dem M. pterygoideus in den ventralen Trommelfellrand über, dessen Insertion ich schon beschrieben habe. Durch dieses Faserbündel wird der caudale Rand des Trommelfells und somit das ganze Trommelfell gespannt. Dies ist vor allem wichtig, weil die

Schleimhaut der Paukenhöhle und die Haut der äussern Gehörhöhle den unterliegenden Theilen so lose aufliegen, dass diese an der Spannung des hintern Randes keinen Antheil nehmen können. Namentlich der schmale Hautstreifen, welcher zwischen dem Trommelfellrand und dem Zungenbeinbogen resp. dem Band liegt, das letztern mit dem Unterkiefer verbindet, ist sehr schlaff und gefaltet (Fig. 6, 7). Dies ist eine wichtige Einrichtung, indem dadurch die Bewegungen des Zungenbeinbogens gar nicht oder nur sehr geschwächt auf den caudalen Trommelfellrand übertragen werden.

Oeffnet man die Mundhöhle von der Ventralseite her, so sieht man, dass dieselbe jederseits, caudal und dorsal vom M. pterygoideus, lateral von der Labyrinthregion des Schädels einen geräumigen Recessus bildet; dies sind die Paukenhöhlen. Ihre Communication mit der Rachenhöhle ist sehr weit; die Abgrenzung beider ist sehr unvollständig und der Uebergang der Wandungen beider Höhlen ein so allmählicher, dass es nicht möglich ist, überall bestimmt anzugeben, was Paukenhöhlen- und was Rachenhöhlenwand ist. Dorsal von dem medialen und caudalen Rand des M. pterygoideus fehlt der Paukenhöhle eine Begrenzung bis beträchtlich weiter dorsal, medial und caudal, nämlich bis zur Seitenkante der Schädelbasis (Basisphenoid und Basioccipitale) und bis zum caudal vom Processus paroticus auf der Ventralfläche des Complexus minor liegenden Theil des Saccus endolymphaticus. Diese Communication mit der Rachenhöhle reicht nach vorn bis zum Processus pterygoideus des Basisphenoids, caudal und lateral bis auf einen Theil des Saccus perilymphaticus, welcher der medialen vordern Fläche des Episterno-cleido-mastoideus aufliegt, etwas medial und caudal vom hintern Rand des Trommelfells (Fig. 5; siehe Fig. 12 von *Pachydactylus*, wo allerdings der Verschluss der Paukenhöhle noch unvollkommener ist wegen der geringern Entwicklung des M. pterygoideus). Von einer Eustachischen Oeffnung kann man daher hier nicht wohl sprechen, noch weniger von einer Tuba Eustachii.

Die Paukenhöhle nimmt einen zwischen verschiedenen Muskeln und Skelettheilen liegenden Raum ein, und besondere für ihre Umgrenzung dienende Skelettheile fehlen. Ihre Form ist nicht mit der eines bekannten regelmässigen Körpers vergleichbar; aus der Fig. 5 und der Fig. 12 von *Pachydactylus* lässt sich eine bessere Vorstellung über dieselbe gewinnen als mittels einer ausführlichen Beschreibung.

Eine genauere Betrachtung der Wandungen der Paukenhöhle er giebt Folgendes.

Da die Paukenhöhle caudalwärts von der Temporalgegend liegt, wird sie von dem Suspensorium des Unterkiefers und den dortigen Muskeln begrenzt. Diese Wand ist zwar vor allem eine vordere, begrenzt aber, indem sie etwas lateralwärts und im dorsalen Theil stark dorsalwärts schaut, den vordern Theil der Paukenhöhle auch lateralwärts und dorsalwärts (Fig. 5, 13). Sie erstreckt sich vom vordern Trommelfellrand bis an die dort vom Prooticum gebildete Seitenfläche des Schädels, vom Processus paroticus dorsal bis zum Os pterygoideum und dem Processus pterygoideus des Basisphenoids ventral. Ihr lateraler Theil wird vom Quadratum gebildet. Von dessen medialem Rand bis zum Prooticum ist eine straffe Membran ausgespannt, deren Verbindung mit letztem Knochen durch eine niedrige Leiste, die Crista otosphenoidea SIEBENROCK's¹⁾, bezeichnet wird. Von der Mitte dieser Crista geht ein hoher, flacher Stachel, die Spina otosphenoidea SIEBENROCK's, in der Membran lateralwärts bis in die Mitte der vordern Paukenhöhlenwand (Fig. 5), wodurch die Festigkeit dieser Wand beträchtlich erhöht wird. Ich werde fortan die Leiste Crista prootica, den Stachel Spina prootica nennen. Vom dorsalen Theil der Membran entspringen Fasern des M. temporalis; ventralwärts aber schiebt sich zwischen diese beiden ein anderer Muskel, dessen lateraler Theil, weil die Membran dort unterbrochen ist, direct von der Schleimhaut der Paukenhöhle bedeckt wird (Fig. 5). Der Muskel entspringt vom Prooticum, ventral vom Ausschnitt dieses Knochens, durch welchen der Trigemini austritt, also vom Processus antero-inferior SIEBENROCK's, dorsal vom vordern, verstreichenden Ende der Crista prootica; er inserirt sich am Os pterygoideum nahe dessen caudalem Ende. Er verläuft von vorn oben caudalwärts, lateralwärts und ventralwärts und zieht das Os pterygoideum in dessen Gelenk auf dem Processus pterygoideus des Basisphenoids nach vorn. Er wurde von SANDERS²⁾ als Theil seines M. pterygoideus internus beschrieben, wird aber von keinem andern Untersucher, auch nicht von andern Lacertiliern, erwähnt; ich werde ihn fortan als M. protractor pterygoidei bezeichnen. Er wird von einem Ast des Ramus tertius trigemini innervirt. Vom M. temporalis ist er stets scharf getrennt.

1) Das Skelet von *Uroplatus fimbriatus*, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, V. 8, 1893; Otosphenoid = Prooticum.

2) Notes on the myology of *Platydictylus japonicus*, in: Proc. Zool. Soc. London, 1870, p. 414; Notes on the myology of *Lirolepis Belli*, ibid. 1872; Notes on the myology of *Phrynosoma coronatum*, ibid. 1874.

Da der mediale Rand des Quadratum weit lateralwärts vom Schädel liegt, ist der Antheil der Membran und des Muskels an der Bildung der vordern Paukenhöhlenwand ein sehr beträchtlicher (Fig. 5). Der mediale Theil des Quadratum ist ein dicker, beinahe gerader Knochenstab; dies ist der eigentliche Körper dieses Knochens, dessen Ende die Gelenkflächen für den Schädel und den Unterkiefer bilden und welcher somit den Unterkiefer trägt. Ihm sitzt lateral eine sehr breite, nach hinten und medialwärts stark concave, dünne Knochenlamelle auf (Fig. 5, 7), an deren Hinterfläche sich das Trommelfell inserirt und welche auch die äussere Gehörhöhle nach vorn begrenzt. Diese Gestalt des Quadratum führt, wie aus den Figg. 5 und 7 leicht ersichtlich ist, zu einer Ausdehnung der Paukenhöhle nach vorn, lateralwärts von seinem Körper. Letzterer springt von der vordern Wand der Paukenhöhle in deren Höhle vor, wodurch ein vorderer lateraler Abschnitt derselben, bis auf einen schmalen Spalt, der zwischen Trommelfell und vorspringenden Körper übrig bleibt, von der eigentlichen Höhle abgegrenzt wird (Fig. 5, 7).

Von dieser Wand wurde bereits gesagt, dass sie den ganzen, sehr grossen, vordern Theil der Paukenhöhle auch dorsalwärts begrenzt, da sie schräg steht und überdies in ihrem dorsalen Theil noch caudalwärts gebogen ist. Dahinten wird die dorsale Paukenhöhlenwand gebildet vom Processus paroticus (Fig. 5), auf dessen Vorderfläche das Prooticum auch noch einen Fortsatz lateralwärts sendet und dadurch einen sehr kleinen Antheil an dieser Wand gewinnt. Doch schaut die Fläche des Processus paroticus, welche die Paukenhöhle begrenzt, zum Theil auch stark nach vorn und bildet somit auch noch eine hintere Wand für den dorsalen Theil der Paukenhöhle.

Caudal vom Processus paroticus stösst man auf eine in beinahe gleichem Maasse ventralwärts wie caudalwärts ziehende Wand, die weiter hinten stets mehr rein caudalwärts gerichtet ist und dort die Rachenhöhle dorsalwärts begrenzt. Der vordere, direct hinter dem Processus paroticus liegende Theil dieser Wand aber ist vielmehr der Paukenhöhle zugewendet und bildet eine caudale Wandstrecke für dieselbe. Diese Wand wird von dem durch Kalkmassen ventralwärts sich vorwölbenden Saccus endolymphaticus gebildet, welcher auf der Ventralfläche des sich an der Hinterfläche des Processus paroticus inserirenden Complexus minor liegen. Ventral hiervon stehen Paukenhöhle und Rachenhöhle in offener Verbindung, indem ein ventro-medialer Theil der caudalen Wand der Paukenhöhle fehlt. Der Theil der letztern, der am meisten lateral und dem Trommelfell am nächsten liegt, wird

caudalwärts vollständig dadurch begrenzt, dass caudal vom Trommelfell der *M. stylohyoideus*, der *Episterno-cleido-mastoideus* und namentlich eine der medialen Fläche dieser Muskeln aufliegende Kalkmasse (*Saccus endolymphaticus*) medialwärts vorspringen (Fig. 7), dort, wo die Rachenhöhle in die Paukenhöhle übergeht.

Ohne die Kalksäcke würde also die caudale Wand der Paukenhöhle, sowohl lateral wie dorsal, noch viel unvollständiger sein, als sie jetzt schon ist.

Die mediale Wand der Paukenhöhle wird von der Seitenfläche des Schädels, so weit diese ventral von der *Crista prootica* liegt, gebildet. Die Paukenhöhlen reichen aber beträchtlich weiter ventralwärts als der Schädel, und somit werden sie ventral von demselben nicht gegen die Rachenhöhle abgegrenzt. Die Knochen, welche die der Paukenhöhle zugewandte Schädelfläche zusammensetzen, sind das *Prooticum*, das *Occipitale laterale* und ventral davon die Seitenkanten des *Basisphenoids* und des *Basioccipitale*. Auf die Grenzen dieser Knochen, einen Punkt, welcher für die Paukenhöhle doch ohne Bedeutung ist, will ich nicht näher eingehen.

Die Wand ist sehr niedrig, vor allem vorn, und schaut nicht allein lateralwärts, sondern auch etwas nach vorn und ventralwärts. In ihrer Mitte, die etwas gewölbt ist, liegt die rein lateralwärts schauende *Fenestra rotunda*. Vom ventralen Rand dieser Wand, dort, wo *Basioccipitale* und *Basisphenoid* zusammentreffen, geht ein von diesen beiden Knochen gebildeter starker Fortsatz ventro-lateralwärts an die Grenze zwischen Paukenhöhle und Rachenhöhle: das *Tuberculum speno-occipitale* (Fig. 5)¹⁾, an welchem sich die lateralen Fasern des *Rectus capitis anticus major* und eine Portion des *Complexus minor*²⁾ inseriren. Durch das *Tuberculum* und diese Muskeln wird die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle nicht unbeträchtlich verengert (vergl. Fig. 12, 13 von *Pachydactylus*, wo allerdings das *Tuberculum* kleiner und dieses Verhalten dadurch weniger ausgeprägt ist). Die Muskeln haben einen, wenn auch geringen, Antheil an der medialen und ventralen Begrenzung der Paukenhöhle. Dorsal von der Basis des *Tuberculum speno-occipitale* liegt in der Schädelwand ein sehr weites Loch, das *Foramen jugulare externum*, durch welches man in eine Aushöhlung der Schädelwandung, den *Recessus scalae tympani*, gelangt³⁾. In denselben stülpt die Pauken-

1) BRÜHL, *Zootomie aller Thierclassen*, Wien 1874—1886.

2) SANDERS, l. c. 1870.

3) CLASON, *Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen*, in: HASSE, *Anat. Studien*, Heft 2, 1871.

höhle sich ein wenig ein. Dass der *M. pterygoideus* die Paukenhöhle theilweise ventralwärts begrenzt, habe ich schon erwähnt.

Mit Ausnahme der zwischen Quadratum und Trommelfell liegenden Nebenhöhle ist die Paukenhöhle ein einheitlicher Raum.

Der schalleitende Apparat, allgemein bekannt unter dem Namen *Columella auris*, zieht horizontal und ein wenig caudalwärts parallel der Vorderfläche des *Processus paroticus* und dieser sehr nahe von der *Fenestra rotunda s. utricularis* als ein gerader, dünner Stab zum Trommelfell. Die *Columella* liegt in einer Schleimhautfalte, die von der dorsalen Paukenhöhlenwand ausgeht, medial ziemlich hoch, lateral aber, wo sie vom Quadratum entspringt, sehr niedrig ist. Sie besteht aus einem knöchernen Stück, dem *Stapes*, welchem sich lateral ein knorpeliges Stück anschliesst, das die Verbindung mit dem Trommelfell vermittelt und das ich mit GADOW¹⁾ als *Extracolumella* bezeichnen will.

Der *Stapes* ist ein langer, dünner Knochenstab, der bei einem erwachsenen Gecko $5\frac{3}{4}$ mm lang ist, während sein runder Querschnitt nur $\frac{1}{4}$ mm im Durchmesser misst. Sein mediales Ende verbreitert sich plötzlich zu einer dicken, ovalen Endscheibe, deren längster und kürzester Durchmesser 1 resp. $\frac{3}{4}$ mm lang ist. Dieselbe ist in die *Fenestra utricularis* eingelassen und füllt dieselbe so vollständig aus, dass ihre beiderseitigen Ränder nur durch eine sehr dünne, aber dichte Bindegewebsschicht getrennt werden; somit kann diese Verbindung nur wenig beweglich sein. Den Saum der Endplatte fand ich knorpelig; die dem Labyrinth zugewendete Fläche war schwach concav.

Lateralwärts endet der *Stapes* in einer Entfernung von nur $1\frac{1}{4}$ mm vom Trommelfell, ein wenig medialwärts vom freien latero-caudalen Rand des Quadratkörpers, mit einer scharfen, aber unebenen, quer zu seiner Längsaxe stehenden Fläche. Weiter lateralwärts wird die *Columella* bis zum Trommelfell vom hyalinen Knorpel der *Extracolumella* gebildet. Ein Gelenk zwischen *Stapes* und *Extracolumella* fehlt vollständig. Ich unterscheide an der *Extracolumella* den im Trommelfell liegenden „Insertionstheil“ von dem bis zum *Stapes* reichenden „Stiel“. Beide Abschnitte gehen continuirlich in einander über.

Der Stiel ist dorsoventral stark abgeplattet (Fig. 9, 10), sehr biegsam und elastisch, namentlich dort, wo er sich mit dem Insertions-

1) On the modifications of the first and second visceral arches. etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 179, 1888.

theil verbindet (Fig. 10). Ein kurzer Fortsatz geht von seinem lateralen Ende in laterocaudaler Richtung aus und verlängert sich als kurzes Band bis zum Trommelfell (Fig. 9, a).

Der Insertionstheil besteht vor allem aus einem geraden, stabförmigen Stück, das vom dorsalen Rand des Trommelfells ventralwärts bis zu dessen Mitte reicht (Fig. 5, 6, 8 und 9). Senkrecht zum Trommelfell misst es $\frac{3}{4}$ mm, in der Ebene des Trommelfells nur $\frac{1}{2}$ mm. Es verjüngt sich in dorsoventraler Richtung, um sehr dünn auszufließen. Seinen längsten, ventralwärts von der Verbindung mit dem Stiele liegenden Abschnitt nenne ich Pars inferior, den kürzern, dorsal gelegenen, Pars superior (Fig. 9, 10). Von der Pars inferior geht im Trommelfell nach vorn ein kräftiger Fortsatz ab, den ich Processus accessorius anterior nennen will, vom dorsalen Ende des Processus superior ein kleiner Fortsatz, der im Weiteren als Processus accessorius posterior bezeichnet werden soll (Fig. 6, 8, 9). An diesen Processus accessorii inseriren sich die beiden Enden eines im Trommelfell verlaufenden Faserbündels (Fig. 6, 8, 9), welches einen centralen, stark lateralwärts gewölbten Theil des Trommelfells von einer flachen Randzone trennt.

Der Insertionstheil und das Faserbündel sind sehr deutlich im Trommelfell unterscheidbar wegen der grossen Durchsichtigkeit des letztern. Auch springen sie in verschiedenem Maasse auf der medialen Trommelfellfläche (je nachdem sie dicker oder dünner sind) vor.

Gleiches geschieht auch auf der lateralen Fläche des Trommelfells, vor allem auch dadurch, dass dem Insertionstheil hier eine Sehne aufliegt, die, an Stärke zunehmend, vom dorsalen Ende desselben $2\frac{1}{2}$ mm medialwärts zieht und sich dann an der Vorderfläche des Processus paroticus inserirt (Fig. 6, 8, 10). Ich werde sie fortan als Sehne der Extracolumella oder kurzweg als Sehne bezeichnen. Für die Befestigung der Columella auris ist sie sehr wichtig; sie gestattet aber durch die Länge ihres medialwärts ziehenden Abschnitts der Pars superior noch, geringe Bewegungen auszuführen.

Von der Pars superior geht ferner ein dünnes Band dorsalwärts zum Quadratum (Fig. 8); es liegt nach vorn von der Sehne.

Von der der äussern Gehörhöhle zugewandten Fläche der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens entspringt ein sehr kleiner Muskel, der nach vorn und medialwärts zieht und sich am Processus accessorius posterior der Extracolumella inserirt (Fig. 8, 9, 10). Letzterer und damit das dorsale Ende der Pars superior werden bei

der Contraction des Muskels dem Zungenbeinbogen genähert, somit caudalwärts und vor allem lateralwärts gezogen werden, welche Bewegung weder von der Sehne der Extracolumella noch von dem Band zum Quadratum verhindert wird. Dies muss eine Bewegung des ganzen Insertionstheils zur Folge haben, nicht aber des Stiels der Extracolumella, der mit ersterm durch einen sehr dünnen Knorpelstreifen (Fig. 10) sehr beweglich verbunden ist, daneben aber durch seine Schleimhautfalte und durch die Verbindung mit dem Stapes in seiner Lage gehalten wird.

Wird nun das Ende der Pars superior lateralwärts gezogen, so wird, wie aus Fig. 10 besser als aus einer ausführlichen Auseinandersetzung ersichtlich ist, das Ende der Pars inferior (*b*) medialwärts verlagert werden. Eben dieser Bewegung widersetzt sich die Verbindung des Insertionstheils mit dem Stiel, wegen der sehr starken Abplattung des Knorpels an dieser Stelle (*a*), nur in unbedeutendem Maasse.

Dabei wird der Punkt *b*, d. h. die stark lateralwärts vorragende Mitte des Trommelfells, medialwärts verschoben werden, wodurch die Spannung des Trommelfells verringert wird. Der Muskel ist somit ein Erschlaffer des Trommelfells, ein *Laxator tympani*. Bei Nachlass seiner Contraction muss durch die Elasticität des Knorpels der Extracolumella und auch wohl durch den Zug der Sehne und des Bands zum Quadratum der Insertionstheil seine ursprüngliche Lage wieder einnehmen und dadurch das Trommelfell wieder stärker gespannt werden.

Der Nervus facialis zieht längs der medialen und dorsalen Fläche dieses Muskels und berührt ihn beinahe (Fig. 8). Auf einer Schnittserie konnte ich ein deutliches Nervenästchen vom Muskel bis in die unmittelbare Nähe des Nervus facialis verfolgen; dort wurde aber, durch Blutgefässe, sein Verlauf undeutlich, und ich konnte ihn leider nicht bis zum Facialis verfolgen. Da aber keine andern Nerven in seiner Nähe vorhanden waren, so glaube ich doch annehmen zu können, dass der Muskel vom N. facialis innervirt wird.

Dieser Muskel scheint noch unbekannt gewesen zu sein; jeden Falls fand ich ihn nirgends beschrieben. Man kann ihn viel bequemer von der äussern Gehörhöhle als von der Paukenhöhle aus auffinden.

Nerven. Von den Kopfnerven liegen nur der Nervus facialis, der N. glossopharyngeus und der Sympathicus theilweise im Bereich

der Paukenhöhle. FISCHER ¹⁾ hat diese Nerven von *Gecko verticillatus* eingehend untersucht; über ihren Verlauf sind seine Angaben aber sehr spärlich. Seine Nomenclatur werde ich beibehalten.

Der Canal, in welchem der Nervus facialis die Schädelwand (das Prooticum) durchsetzt, mündet auf der medialen Paukenhöhlenwand nach vorn und ventralwärts von der Fenestra utricularis. In seiner Mündung liegt das Ganglion geniculi, wovon zwei Nerven abgehen, nämlich der hintere Hauptstamm des N. facialis und der Ramus palatinus.

Letzterer geht längs der medialen Paukenhöhlenwand nach vorn und ventralwärts und tritt, schon nach kurzem Verlauf, durch einen die Basis des Processus pterygoideus des Basisphenoids durchsetzenden Canal aus der Paukenhöhle in die Gaumengegend.

Der Facialis selbst ist sehr stark und geht erst längs der medialen, dann auf der vordern, dorsalen Paukenhöhlenwand caudalwärts und etwas lateralwärts, dorsal vom Stapes. Dann zieht er auf der ventralwärts und nach vorn schauenden Fläche des Processus paroticus lateralwärts längs dem Muskel der Extracolumella und längs dem dorsocaudalen Trommelfellrand, kommt darauf zwischen den Zungenbeinbogen und die Haut der äussern Gehörhöhle zu liegen und verästelt sich alsbald in seine verschiedenen Muskelzweige. Noch ehe er den Stapes kreuzt, giebt er die dünne Chorda tympani ab (Fig. 13), die längs der vordern Paukenhöhlenwand in geradem Verlauf ventralwärts und lateralwärts zieht bis zum M. pterygoideus, den er durchsetzt, um zu einem hinter der Gelenkfläche im Unterkiefer befindlichen Loch zu gelangen, von wo er dann im Unterkiefer nach vorn eilt bis zur Verbindung mit dem 3. Ast des Nervus trigeminus. Er liegt somit vollständig nach vorn von der Columella auris. FISCHER ²⁾ giebt nur an, er verlaufe bei dieser Art ganz wie bei den übrigen Lacertiliern; wir werden sehen, dass dies nicht richtig ist, indem eben in seinem Verhalten zur Columella auris wichtige Unterschiede bestehen.

Wo der hintere Hauptstamm des Facialis über den Stapes tritt, giebt er einen dünnen Zweig ab, den Ramus communicans externus cum glossopharyngeo, der caudalwärts zieht und bald ventral vom Processus paroticus aus der Paukenhöhle tritt.

1) Die Gehirnnerven der Saurier anatomisch untersucht, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg, V. 2, 1852.

2) l. c. 1852, p. 37.

Den Ramus recurrens vom N. trigeminus zum Facialis habe ich, wohl wegen seiner Feinheit, nicht finden können.

Der Ramus palatinus giebt ferner, in einiger Entfernung vom Ganglion geniculi, den Ramus communicans internus cum glossopharyngeo ab, der längs der medialen Paukenhöhlenwand zwischen der Fenestra utricularis dorsal und dem Foramen jugulare externum ventral in caudaler Richtung zieht, hinter der Paukenhöhle das Ganglion petrosum des Glossopharyngeus durchsetzt und sich dann mit dem schon erwähnten R. communicans externus zum oberflächlichen Halstheil des Sympathicus vereinigt; beide sind sympathische Nerven.

Der Nervus glossopharyngeus tritt am dorsocaudalen Rand des Foramen jugulare externum aus dem Recessus scalae tympani auf die mediale Paukenhöhlenwand und verlässt, indem er gerade caudalwärts zieht, sehr bald wieder die Paukenhöhle. Sein weiterer Verlauf beweist unumstösslich, dass uns in diesem Nerven der Glossopharyngeus vorliegt; doch wird sein Verlauf durch den Recessus und durch das Foramen jugulare externum von keinem Autor angegeben. Für weitere Angaben über die Literatur verweise ich auf § 7.

In ihrem Verlauf längs den knöchernen Paukenhöhlenwandungen liegen die Nerven niemals in Canälen oder Hauptcanälen, sondern immer frei unter der Schleimhaut.

Die Arterien des Kopfes bei den Lacertiliern hat RATHKE¹⁾ sehr genau untersucht, auch bei *Gecko verticillatus*. Specielles über diese Art giebt er aber nicht an. Ich werde mich der von ihm gebrauchten Namen bedienen.

Die Carotis interna liegt hinter der Paukenhöhle auf den lateralen Nackenmuskeln (besonders auf dem Complexus minor) an der dorsalen Rachenhöhlenwand. Sie gelangt dann von hinten auf die mediale Paukenhöhlenwand, wo sie anfänglich in einer sehr hohen Schleimhautfalte zusammen mit dem R. comm. internus liegt, welche von der Knochenbrücke zwischen der Fenestra utricularis und dem Foramen jugulare externum abgeht und sich ventralwärts über letzteres Loch legt²⁾. Sie spaltet sich dann ventral von der Fenestra utricularis, also von der Columella auris, in zwei gleich starke Aeste. Der eine geht nach vorn von der Columella dorsalwärts, biegt dann

1) Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier, in: Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Cl., V. 13, 1857.

2) Vergl. Fig. 13 und 20.

wieder etwas caudalwärts um und zieht lateralwärts längs der dorsalen Paukenhöhlenwand und tritt in dem vom innern Rand des Quadratus und der Vorderfläche des Processus paroticus gebildeten Winkel in die Temporalgrube über. Ihr weiterer Verlauf in der Temporalgrube beweist, dass sie RATHKE's Arteria facialis entspricht; sie geht aber nicht, wie dieser Untersucher als constanten Verlauf für sie angegeben hat, caudal vom Stapes lateralwärts, sondern nach vorn von diesem. Kurz bevor sie aus der Paukenhöhle tritt, giebt sie einen sehr starken Ast ab, der auf der vordern Wand dieser Höhle ventralwärts zieht bis zum Protractor pterygoidei und dann zwischen diesem Muskel und dem M. temporalis gleichfalls in die Temporalgrube tritt; sie geht dann bis zum Unterkiefer und entspricht darin dem Ramus dentalis inferior RATHKE's. Doch stimmen auch bezüglich dieser Arterie meine Befunde nicht mit seinen Angaben überein, wofür ich auf § 8 des vergleichenden Theils dieser Arbeit verweise.

Die Arteria facialis giebt auch noch ein Aestchen an die Schleimhautfalte der Columella auris; auch auf meiner Schnittserie ist es sehr deutlich und konnte bis zum Muskel der Extracolumella verfolgt werden.

Der andere der beiden Aeste, in welche die Carotis interna sich, wie oben gesagt, spaltet, ist ihre eigentliche Fortsetzung. Er verläuft geradlinig nach vorn, tritt durch denselben Canal in der Basis des Processus pterygoideus des Basisphenoids, durch den der Ramus palatinus verläuft und der als Canalis vidianus bekannt ist, aus der Paukenhöhle und geht zum Gehirn, während ein mächtiger Zweig aus dem vordern Ende des Canalis vidianus zur Gaumengegend gelangt, welch letztern RATHKE Arteria palatino-nasalis genannt hat.

Von den Venen habe ich Folgendes zu bemerken. Zwischen dem Processus pterygoideus des Basisphenoids und dem Protractor pterygoidei tritt aus der Palatingegend in die Paukenhöhle eine sehr starke Vene, die GROSSER u. BREZINA ²⁾ Vena lateralis capitis genannt haben. Sie zieht caudalwärts und lateralwärts (Fig. 13, 20) auf der vordern Wand der Paukenhöhle, geht dorsal vom Stapes längs deren dorsaler Wand und tritt caudalwärts auf die dorsale Rachenhöhlenwand über. Auf ihre Zweige habe ich bei dieser Art nicht geachtet. Wohl aber kann ich bestimmt versichern, dass durch das Foramen jugulare externum keine Vene aus der Schädelhöhle tritt; eine Schnittserie lässt darüber keinen Zweifel.

1) Ueber die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien, in: Morph. Jahrb., V. 23, 1895.

2. *Pachydactylus bibroni* SMITH.

Bei dieser Art findet sich eine äussere Gehöröffnung, welche ganz wie bei *Gecko* durch eine Portion des Sphincter colli geschlossen werden kann. Sie führt in eine äussere Gehörhöhle, die im Grossen und Ganzen der des *Gecko verticillatus* ähnlich gebaut ist. Nur ist die Ueberwölbung des Trommelfells durch die laterale Lamelle des Quadratus stärker ausgeprägt, namentlich dorsalwärts, auch ist die Verbreiterung des dorsalen Endes des Zungenbeinbogens beträchtlicher. Im Ganzen hat das Trommelfell dadurch eine tiefere Lage und reicht die äussere Gehöröffnung weniger weit dorsalwärts.

Es sind noch weitere geringe Unterschiede von *Gecko* vorhanden, die aber meist nur gradueller Art sind und auf deren Beschreibung ich verzichten zu können glaube. Erwähnenswerth ist vielleicht nur, dass die dorsale Endplatte des Zungenbeinbogens in ihrer Mitte nicht durchbrochen ist. Das Trommelfell schliesst sich in Allem dem von *Gecko* an. Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle ist beträchtlich weiter als bei jener Art, was namentlich dadurch bedingt ist, dass die M. pterygoidei viel weniger caudalwärts und medialwärts vom Os pterygoideum vorspringen (Fig. 11, 12, 13), und auch durch die geringere Entwicklung der Kalksäcke am caudalen Rand des Trommelfells. Doch mag letzteres vielleicht individuell sehr verschieden sein.

Aus den Figg. 12 und 13 wird man ohne Schwierigkeit die Form und die Zusammensetzung der Wände der Paukenhöhle ersehen. Die von *Gecko* gegebene Beschreibung trifft so vollständig auch für *Pachydactylus* zu, dass ich nur das bei jener Art Gesagte wiederholen könnte und darum nichts weiter darüber zu sagen brauche. Auch die Columella auris ist nach demselben Typus gebaut; namentlich fand ich auch den Muskel, der als Laxator tympani functionirt. Doch habe ich bezüglich des Stapes einen sehr wichtigen Unterschied beobachtet. Der Stab desselben ist nach aussen von der Fussplatte durchlöchert, verbindet sich mit derselben durch zwei Schenkel (Fig. 14); das Loch ist von vorn nach hinten gerichtet, und durch dasselbe geht eine Arterie, die als der laterodorsale der beiden Aeste, in welche sich die Carotis interna ventral vom Stapes spaltet, wohl die Arteria facialis ist. Es gelang mir bei dieser Art aber nicht, ihren weitem Verlauf festzustellen. Abgesehen von diesem einen Punkte, fand ich weder im Verlauf der Arterien und der Venen

noch in dem der Nerven erwähnenswerthe Unterschiede von *Gecko verticillatus*.

3. *Thecadactylus rapicaudus* HOUTTUYN.

Die äussere Gehöröffnung ist im vollständig geöffneten Zustande oval, nicht, wie bei *Gecko*, eine Spalte. Sie kann durch einen Schliessmuskel geschlossen werden, welcher dorsalwärts continuirlich mit dem Sphincter colli zusammenhängt und dadurch wieder beweist, dass er nur eine vordere Portion dieses Muskels ist (Fig. 15).

Die Höhe der Oeffnung ist ungefähr $\frac{1}{6}$ von der des Kopfes; dieses Verhältniss war bei *Gecko* noch nicht $\frac{1}{3}$. Bei *Thecadactylus* ist die Oeffnung also auch relativ viel kleiner als bei *Gecko*. Von der äussern Gehörhöhle ist nichts zu erwähnen, nur dass die dorsale Endplatte des Zungenbeinbogens verhältnissmässig grösser ist als bei *Gecko* und *Pachydactylus* und in ihrer Mitte eine kleine Durchbohrung zeigt.

Das Trommelfell ist ungefähr 4mal so gross wie das Lumen der äussern Gehöröffnung, wenn dieselbe so weit wie möglich geöffnet ist; es stimmt in allen Punkten mit dem von *Gecko* überein.

Die Paukenhöhle ist etwas tiefer und mehr gegen die Rachenhöhle verschlossen als bei *Pachydactylus*, aber weniger als bei *Gecko*.

Von der Columella auris habe ich nur zu erwähnen, dass der Stapes undurchbohrt ist.

Die Arteria facialis verläuft nach vorn vom Stapes, also wie bei *Gecko*. Auch die Nerven schliessen sich in ihrem Verlauf vollständig denen dieser Art an.

Weiter habe ich über diese Art nichts zu bemerken.

4. *Hemidactylus frenatus* D. et B.

Diese Art hat eine sehr kleine, rundliche äussere Gehöröffnung. Der Sphincter colli reicht nach vorn bis an ihren hintern Rand; ein Schliessmuskel fehlt. Wohl ist der Vorderrand des Sphincter colli etwas concav, und dadurch wird die Oeffnung bei Contraction des Muskels etwas verengt werden.

Die Paukenhöhle ist nur unerheblich mehr gegen die Rachenhöhle abgegrenzt als bei *Pachydactylus*.

Ich fand einen Laxator tympani.

Der Stapes ist über seiner Fussplatte, wie bei *Pachydactylus*, durchbohrt, und durch dieses Loch geht eine Arterie, die ich in einer Schnittserie weiter verfolgt habe und die in ihrem Verlauf und

ihrer Verzweigung mit der Arteria facialis von *Gecko* übereinstimmte.

5. *Ptyodactylus lobatus* GEOFFR.

Die äussere Gehöröffnung ist eine relativ lange, verticale Spalte. Ein Schliessmuskel fehlt, und der Sphincter colli bleibt mit seinem vordern Rand ziemlich weit caudalwärts von der Gehöröffnung.

Die dorsale Endplatte des Zungenbeinbogens ist mässig gross und ohne centrales Loch.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Mundhöhle ist weiter als bei *Gecko*, enger als bei *Pachydactylus*.

Einen als Erschlaffer des Trommelfells functionirenden Muskel habe ich nicht finden können; doch ist es nicht unmöglich, dass ich denselben übersehen habe, denn er ist sehr klein. Der Stapes ist undurchbohrt, und die Arteria facialis verläuft nach vorn von demselben lateralwärts.

6. *Tarentola annularis* GEOFFR.

Eine 4½ mm lange und im Maximum 2½ mm breite äussere Gehöröffnung, deren längste Axe schräg von unten dorsocaudalwärts liegt. Der Kopf des untersuchten Exemplares war nur 3mal so hoch, wie die verticale Ausdehnung der Gehöröffnung lang ist.

Der Schliessmuskel ist stark und hängt noch mit dem Sphincter colli zusammen.

Interessant ist die lange ventrale Endsehne des M. parieto-mandibularis profundus, welcher bei den andern oben beschriebenen Geckoniden mit der Haut der äussern Gehörhöhle zwar ziemlich fest, aber doch nicht durch besondere Vorrichtungen verbunden war. Bei *Tarentola* nämlich bildet ein deutliches Bündel straffer Fasern, das vom Zungenbeinbogen zur Haut der äussern Gehörhöhle zieht, eine Art Schlinge, durch welche die Sehne zieht. Jedes Mal, wenn die Gehöröffnung geschlossen wird, muss der Verschiebung der Haut auch diese Sehne folgen, wodurch der Muskel gebogen wird und nun durch seine Contraction als Oeffner functioniren kann. Ich habe ihm diese Function auch bei *Gecko* schon zuerkannt; dass aber bei *Tarentola* ein besonderes Band auftritt, ist wohl ein Beweis für die Bedeutung dieser Verbindung, die, soweit ersichtlich, nur für die Function des Muskels als Oeffner der Gehörspalte von Wichtigkeit ist. Durch das Band werden die Bewegungen der Sehne beim Oeffnen

des Mundes, was ja die ursprüngliche Function des Muskels ist, also Verschiebungen derselben in verticaler Richtung, gar nicht beeinträchtigt.

Die Paukenhöhle ist gegen die Rachenhöhle etwas weiter geöffnet als bei *Gecko*.

Ich fand einen in gewöhnlicher Weise ausgebildeten Laxator tympani.

FICALBI¹⁾ giebt von *Tarentola mauritanica* eine knorplige Continuität der Pars superior der Extracolumella mit dem dorsalen Ende des Zungenbeinbogens an; eine solche besteht weder bei *Tarentola annularis* noch bei den 5 andern von mir untersuchten Geckoniden-Arten, wird daher bei *T. mauritanica* auch wohl nicht vorhanden sein.

BAUR²⁾ sagt von *T. annularis* Folgendes: „Bei dieser Art ist der Zungenbeinbogen gerade so vollständig wie bei *Sphenodon*, nur tritt er nicht in so intime Verbindung mit dem Stapes“, und GADOW³⁾ von *T. mauritanica*: „The long hyoid bar is attached to the cranium by a strong ligament, but there is no connexion whatever of the hyoid with the extracolumella cartilage.“

Beide Autoren verneinen also gleichfalls, GADOW sogar von derselben Art, die FICALBI untersuchte, die von letzterm angegebene Continuität. Dieselbe besteht also nicht.

Der Zungenbeinbogen ist bis zum Schädel vollständig knorplig, und GADOW (siehe das Citat) hat Unrecht, wenn er sagt, derselbe sei mittels eines starken Ligaments an den Schädel geheftet.

Der Stapes ist durchbohrt; es gelang mir aber nicht, die Arteria facialis bis an dieses Loch zu verfolgen.

Im Uebrigen schliesst *Tarentola* sich, von kleinern Unterschieden gradueller Art abgesehen, *Gecko* vollständig an.

Fam. *Uroplatidae*.

7. *Uroplates fimbriatus* SCHN.

Diese Art hat, wie die Geckoniden, eine äussere Gehörhöhle, die durch eine äussere Gehöröffnung ausmündet. Letztere ist sehr klein und ein mit der längern Axe beinahe vertical gerichtetes

1) Osteologia del Plattidattilo mauritanico, in: Atti della Soc. Tosc. Sc. Nat. Pisa, Mem., V. 5, 1883.

2) Ueber das Quadratum der Säugethiere, in: Biol. Centralblatt, V. 6, 1887.

3) On the modifications of the first and sec. visc. arches, etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179, 1888, p. 470.

Oval. Bei dem von mir untersuchten Exemplar, dessen Kopf eine Höhe von 18 mm hatte, war die äussere Gehöröffnung 3 mm hoch und 2 mm breit. Durch sie gelangt man in einen sehr kurzen Gang, welcher mit einer nur $1\frac{1}{4}$ mm breiten und 3 mm hohen Oefnung in die geräumige, flach über dem Trommelfell ausgebreitete äussere Gehörhöhle mündet. Die Communication der letztern nach aussen ist also verhältnissmässig viel enger als bei den Geckoniden, besonders bei *Gecko verticillatus* (Fig. 16).

Ein Schliessmuskel der äussern Gehöröffnung ist nicht vorhanden; der Sphincter colli ist sehr schwach und bleibt weit caudalwärts von ihr (Fig. 16) ¹⁾. Hinter der Gehöröffnung liegt unmittelbar unter der Haut der kräftige Depressor mandibulae, der keine oberflächliche Portion abgespalten hat.

Die Wandungen der äussern Gehörhöhle werden wie bei *Gecko* theilweise vom Quadratum und dem dorsalen Ende des Zungenbeinbogens, im Uebrigen von Muskeln gebildet. Das Quadratum giebt der äussern Gehörhöhle eine feste, vordere und dorsale Wand; der Zungenbeinbogen ist nur wenig verbreitert, so dass er sich nur in beschränktem Maasse an der Bildung des dorsalsten und medialsten Theils der caudalen Wand (Fig. 17, 18) theilnimmt. Dagegen ist die laterale Lamelle des Quadratoms dorsal viel mehr als bei den Geckoniden caudalwärts und ventralwärts über das Trommelfell gebogen und begrenzt dadurch die Gehörhöhle auch in sehr beträchtlichem Maasse lateralwärts (Fig. 18). Das Quadratum ist es auch, das die in der caudalen Wand der äussern Gehörhöhle liegenden Muskeln vom Trommelfell abdrängt (vergl. Fig. 16 u. 17). — Fig. 18 zeigt, wie weit medialwärts vom lateralen Rand der Knochenlamelle sich das Trommelfell inserirt; namentlich dorsal liegt dieses Trommelfell sehr tief. Die äussere Gehörhöhle hat dadurch denn auch von innen nach aussen einen viel beträchtlichen Durchmesser als bei *Gecko*.

Der Zungenbeinbogen ist mit der Haut, welche die caudale Wand der äussern Gehörhöhle bekleidet, sehr fest verbunden. bis er in halber Höhe dieser Wand, ventrocaudalwärts ziehend, sich von ihr entfernt (Fig. 17, 18). Von einem an dieser Stelle liegenden Fortsatz des Zungenbeinbogens geht ein dickes Faserbündel weiter ventralwärts in

1) Auf Fig. 16 ist sein eigenthümlicher Verlauf medialwärts von Kalkmassen des Saccus endolymphaticus ersichtlich. Ein Theil seiner Fasern inserirt sich an einem Knorpelstab, dem 4. Visceralbogen, und kann wahrscheinlich mittels desselben die lateroventrale Hautfalte der Halsgegend bewegen. Darauf kann ich hier aber nicht näher eingehen.

der Wand der äussern Gehörhöhle und dann bis zum Unterkiefer; zur Entwicklung eines scharf begrenzten, straffen Bandes, wie bei den Geckoniden, kommt es aber nicht (Fig. 18). Etwas ventral von seiner dorsalen Endplatte ist der Zungenbeinbogen gegliedert; die Stelle liegt bei *Uroplates* verhältnissmässig weiter ventral als bei *Gecko* (Fig. 18). Dorsal erreicht die Endplatte das Quadratum und ist mit diesem durch Bindegewebe nicht sehr fest verbunden.

Die caudale Begrenzung der äussern Gehörhöhle geschieht, abgesehen von dem unbedeutenden Antheil des Zungenbeinbogens, durch Muskeln. Der sehr kräftige *M. stylohyoideus* theiligt sich in geringem Maasse an derselben (Fig. 17). Der *M. depressor mandibulae* entspringt mit seiner Hauptmasse von der dorsalen Fascie auf dem Nacken und auf dem *M. temporalis* (Fig. 16). Viel weniger weit dorsal, und somit von diesem Theil des Muskels vollständig getrennt, nämlich von dem dorsalen Rand der lateralen Lamelle des Quadratus (Fig. 18), entspringen aber die vordern medialen Fasern dieses Muskels und bilden eine dünne Muskelschicht, welche aber weiter ventral nicht mehr von der Hauptmasse des *Depressor mandibulae* getrennt werden kann. Zu einer Abspaltung dieser tiefsten Fasern als eine selbständige Portion kommt es somit nicht. Sie bilden die ganze caudale Wand der äussern Gehörhöhle mit Ausnahme der kleinen, vom Zungenbeinbogen und dem *Stylohyoideus* gebildeten Wandstrecke. Diese Wand schaut beinahe gerade nach vorn und nicht so stark medialwärts wie die caudale Wand bei den Geckoniden. Ein *M. parieto-mandibularis profundus* fehlt.

Medial vom *Stylohyoideus* entspringt von der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens der *Episterno-cleido-mastoideus*, welcher, wie wir gesehen, ja auch bei den Geckoniden von derselben entspringt.

Ventral von der äussern Gehörhöhle liegt der Unterkiefer mit dem *M. pterygoideus*, ventrocaudal auch der sich nach vorn biegende *M. depressor mandibulae* (Fig. 16, 17). Diese Wand ist von innen nach aussen weitaus die schmalste, indem sie in dieser Richtung nur 2 mm misst, während das obere Ende der äussern Gehörhöhle, am dorsalen Rand des Trommelfells, 5 mm mehr medialwärts und 5 mm mehr dorsalwärts als der dorsale Rand der äussern Gehöröffnung liegt (vergl. Fig. 18).

Das gestreckt ovale, lateralwärts und ein wenig dorsalwärts schauende Trommelfell hat einen verticalen Durchmesser von 7, einen horizontalen von nur 3½ mm; es ist somit sehr viel grösser als die äussere Gehöröffnung (siehe oben). Es ist sehr dünn und durch-

scheinend und nur wenig nach aussen gewölbt, sein centraler Theil ist nicht von einem flachern Randtheil abgegrenzt. Seine Ränder inseriren sich in derselben Weise wie bei *Gecko*. In seinem caudalen Rand zieht ein straffes Faserbündel ventralwärts bis zum Unterkiefer; ventral ist er aber von dem oben schon erwähnten, vom Zungenbeinbogen zum Unterkiefer ziehenden Faserbündel nicht getrennt (Fig. 18). Zur Bildung von bestimmten Ligamenten vom caudalen Trommelfellrand und vom Zungenbeinbogen zum Unterkiefer, wie sie den Geckoniden zukommen, kommt es hier nicht.

Der ventrale Rand des Trommelfells ist durch Faserbündel mit dem Unterkiefer verbunden (Fig. 18).

Von der Rachenhöhle her kann man die Paukenhöhle vollständig übersehen, ganz wie bei *Pachydactylus*; sie ist durch die etwas stärkere Entwicklung des *M. pterygoideus* nur in unbedeutendem Grade mehr gegen die Rachenhöhle abgegrenzt als bei diesem Geckoniden (Fig. 19).

Auch in ihrer Form schliesst die Paukenhöhle sich sehr eng an die der Geckoniden an, wie ein Vergleich der Fig. 19 mit Fig. 13 lehrt. Im Bau ihrer Wandungen, auch in dem Antheil der Kalksäcke an der caudodorsalen Begrenzung der Paukenhöhle finde ich keine Unterschiede gegenüber den Geckoniden. Die Crista und namentlich die Spina prootica sind stärker entwickelt als bei den untersuchten Arten dieser Familie, so dass die Spina in der vordern Paukenhöhlenwand bis sehr weit lateralwärts reicht (Fig. 20).

Die *Columella auris* ist in den allgemeinen Verhältnissen der der Geckoniden ziemlich ähnlich. Der sehr lange, dünne Stapes hat eine deutliche Fussplatte und ist undurchbohrt; er reicht lateralwärts bis sehr nahe an das Trommelfell, so dass der in seiner Verlängerung liegende Stiel der Extracolumella nur sehr kurz ist. Ein Gelenk zwischen Stapes und Stiel fehlt, und die Grenze wird durch den scharfen Uebergang von Knochensubstanz in hyalinen Knorpel gegeben. Der Stiel ist wie bei den Geckoniden etwas abgeplattet, am stärksten, wo er in den Insertionstheil der Extracolumella übergeht. Letzterer geht im Trommelfell von dessen dorsalem Rand ventral- und etwas lateralwärts bis in die Mitte desselben und springt auf der medialen Fläche desselben sehr stark, auf der lateralen nur wenig vor. Seine Pars inferior ist $2\frac{1}{2}$ Mal so lang wie die Pars superior, welche letztere breiter ist. Der starke Processus accessorius anterior entspricht in Form und Lage vollständig dem gleichnamigen Fortsatz der Geckoniden. Von ihm geht ein sehr starkes Faserbündel

im Trommelfell ventralwärts, verschwindet aber bald; so weit entwickelt, entspricht es dem Faserbündel, das bei den Geckoniden die flache Randzone des Trommelfells vom stark gewölbten Centrum trennt. Wie schon gesagt, kommt es bei *Uroplates* nicht zu dieser Scheidung des Trommelfells, und damit hängt wohl die unvollständige Entwicklung des Bandes zusammen. Ein Processus accessorius posterior ist nur als Höcker am dorsalen Ende der Pars superior angedeutet.

Die Sehne der Extracolumella ist in gleicher Weise wie bei *Gecko* entwickelt, nur ist ihr medialwärts ziehender Abschnitt kürzer. Ein Muskel der Extracolumella fehlt; an seiner Stelle zieht ein Band von der Endplatte des Zungenbeinbogens zur Extracolumella, das ihm möglicher Weise entspricht. Ein Bändchen, das bei den Geckoniden vom Quadratum zum Ende der Pars superior zieht, fehlt bei *Uroplates*.

Die Columella auris liegt der vordern dorsalen Paukenhöhlenwand sehr nahe an, und ihre niedrige Schleimhautfalte entspringt von dieser Wand ziemlich weit nach vorn vom Processus paroticus.

Die Nerven stimmen in ihrem Verlauf vollständig mit denen von *Gecko* überein. Nur geht der Ramus communicans internus vom Ganglion geniculi caudalwärts ab und nicht vom Ramus palatinus. Auf Fig. 20 ist der Verlauf der Chorda tympani sehr deutlich; dieselbe geht etwas weiter caudalwärts vom Facialis ab, also dem Stapes mehr genähert als bei den Geckoniden, zeigt aber denselben geraden Verlauf zu seinem Loch im Unterkiefer. Auch die Arterien verhalten sich wie bei *Gecko verticillatus* (Fig. 20); nur tritt die Arteria facialis nicht in dem Winkel, der vom medialen Rand des Quadratus und der Vorderfläche des Processus paroticus gebildet wird, aus der Paukenhöhle, sondern nach vorn davon am medialen Rand des Quadratus.

Von den Venen (Fig. 20) habe ich nur zu bemerken, dass längs des medialen Randes des Quadratus, zwischen M. protractor pterygoidei und M. temporalis hindurch, eine Vene in die Paukenhöhle tritt und sich bald mit der Vena jugularis vereinigt. Eine durch das Foramen jugulare externum austretende Vene fand ich hier ebenso wenig wie bei den Geckoniden.

Fam. *Agamidae*.

8. *Uromastix spinipes* DAUD.

Das grosse Trommelfell liegt ± 2 mm tiefer als die Körperoberfläche; von seinem vordern Rand her wird es von einer Haut-

falte überlagert, welche beinahe seine ganze vordere Hälfte bedeckt (Fig. 21, 22). Diese Falte ist in Folge ihrer beträchtlichen Dicke steif; ihr Rand ist durch eine Reihe stärkerer Schuppen gezähnt (Fig. 21).

Auch vom caudalen Rand her überdeckt die Haut einigermassen das Trommelfell, so dass nur ein schmaler, verticaler Streifen desselben unbedeckt bleibt (Fig. 21).

Die Einsenkung und die Bedeckung des Trommelfells sind aber viel zu unbeträchtlich, als das man bei *Uromastix* von einer äussern Gehörhöhle und Oeffnung reden könnte.

Das lang ovale, zwei Mal so hoch wie breite Trommelfell ist farblos und ein wenig durchscheinend, doch viel derber als bei den Geckoniden. Die Insertion der Columella ist als weisslich opaker Streifen vom dorsocaudalen Rand des Trommelfells bis zu dessen Mitte sichtbar. Es ist nicht stark gespannt und nur wenig nach aussen gewölbt; eine Scheidung in ein centrales Feld und eine Randzone besteht nicht. Der vordere und theilweise der dorsale Rand des Trommelfells inseriren sich unbeweglich am lateralen Rand des Quadratus und an einem faserknorpeligen Stück, das einen dorsalen Ausschnitt dieses Randes ausfüllt; der dorsocaudale Rand findet eine feste Insertion an einem dem Processus paroticus lateralwärts aufsitzenen Knorpelstück, der ventrale am Unterkiefer. Der caudale Rand liegt auf dem Depressor mandibulae und erhält eine genügende Festigkeit durch ein straffes Faserbündel, das in ihm vom Knorpel auf dem Processus paroticus bis zum Unterkiefer verläuft, und namentlich auch durch die geringe Beweglichkeit der dicken Haut, in welche das Trommelfell caudalwärts übergeht.

Der kleine Sphincter colli bleibt weit caudalwärts vom Trommelfell.

Die erwähnte, am dorsocaudalen Rand des Trommelfells liegende Knorpelplatte stimmt in ihrer Lage auf dem lateralen Ende des Processus paroticus mit der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens bei den Geckoniden überein; überdies geht vom freien, in der Halsgegend liegenden, dorsalen Ende des 1. Zungenbeinhorns ein Band nach vorn, das sich an einen caudalwärts gerichteten Fortsatz der Knorpelplatte auf dem Processus paroticus heftet, welches Band auf eine ehemalige engere Verbindung hinweist. Von diesem Band entspringt der Stylohyoideus (Fig. 23), der bei *Uromastix acanthinurus*, den ich auf diesem Punkt untersuchte, wie bei *Uroplatus* von der dorsalen Knorpelplatte selbst entspringt. Diese Beziehung zum

1. Zungenbeinhorn und zum *M. stylohyoideus* beweist wohl, dass uns in der Platte nur ein dorsaler Theil des Zungenbeinbogens vorliegt, der bei der Verschiebung dieses Bogens caudalwärts auf dem *Processus paroticus* liegen blieb, gegenüber demselben aber sehr deutlich abgegrenzt ist (Fig. 24).

Die Paukenhöhle ist nur sehr wenig gegen die Rachenhöhle abgegrenzt; namentlich fehlt ihr eine caudale Wand beinahe vollständig, auch am caudalen Rand des Trommelfells. Letzteres wird durch die sehr geringe Dicke der vordern lateralen Halsmuskulatur (*Depressor* und *Stylohyoideus*) bedingt, wodurch die sehr geringe Einsenkung des Trommelfells (siehe oben) schon genügt, um dasselbe in das gleiche Niveau mit der medialen Fläche dieser Muskeln und somit mit der lateralen Rachenhöhlenwand zu bringen. Nur dorsal bildet der *Processus paroticus* noch einen sehr schmalen Streifen einer caudalen Paukenhöhlenwand.

Der *M. pterygoideus* ragt nur wenig caudalwärts und medialwärts über das *Os pterygoideum* hervor, wodurch auch die ventrale Begrenzung der Paukenhöhle eine sehr unvollständige ist, so dass dieselbe nur lateral und vorn eine ventrale Wand hat.

Etwas vollkommener als bei den Geckoniden ist aber die mediale Begrenzung der Paukenhöhle, indem die Schädelbasis im Hinblick auf diese Höhle weiter ventralwärts liegt. Das starke *Tuberculum sphenoccipitale* springt erheblich vor und liefert mit der sich an ihm inserirenden Portion des *Complexus minor* eine mediale und ventrale Wand für die Paukenhöhle in der Umgebung des *Foramen jugulare externum* und der *Fenestra utricularis*.

Die Begrenzung der Paukenhöhle ist also nicht erheblich vollkommener als bei den Geckoniden.

Was die Form der Paukenhöhle betrifft, so hat dieselbe einen grössern verticalen Durchmesser als bei den Geckoniden, namentlich aber liegt ihre vordere Wand schräger, weniger quer zur Medianebene; eine gleiche schräge Lage hat auch die horizontale Axe der Paukenhöhle, wenn auch wenig ausgeprägt.

Von der Zusammensetzung der Wandungen der Paukenhöhle, welche im Grossen und Ganzen mit der bei den Geckoniden beschriebenen übereinstimmt, ist Folgendes zu erwähnen. Die laterale Leiste des *Quadratus*, welche den lateralsten Theil der Paukenhöhle nach vorn begrenzt, fehlt dorsalwärts. Hier liegt ein Stück Faserknorpel und zwischen diesem und dem *Quadratum* eine dichte Binde-

gewebsmasse, die einen Fortsatz des Paraquadratus¹⁾ enthält, so dass auch dieser Knochen einen, wenn auch sehr kleinen, Antheil an der Begrenzung der Paukenhöhle hat (Fig. 24). Der Körper des Quadratus springt sehr stark an der vordern und dorsalen Wand in die Paukenhöhle vor, wodurch zwischen ihm und dem Trommelfell ein gegen die eigentliche Paukenhöhle, wenn auch nur wenig, abgegrenzter Raum liegt. Die Crista prootica ist sehr hoch.

Die mediale, vom Schädel gebildete Paukenhöhlenwand ist stark concav. Zwischen Fenestra utricularis und Foramen jugulare externum erhebt sich eine Knochenleiste.

Der knöcherne Stapes und die knorpelige Extracolumella sind durch ein sehr deutliches Gelenk verbunden, wie PETERS²⁾ bereits richtig angegeben hat. Es ist ein Sattelgelenk, doch sind die Flächen nur sehr schwach convex resp. concav; die Gelenkkapsel ist sehr straff und stark, was in Verbindung mit den beinahe ebenen Gelenkflächen jede Bewegung im Gelenk unmöglich macht; es ist ein straffes Gelenk.

Der ziemlich lange und dünne Stapes ist schwach gebogen, undurchbohrt und endet medial mit einer sehr kleinen Fussplatte; sein laterales Ende ist zur Bildung einer Gelenkfläche von Knorpel überzogen. Von der Extracolumella ist der Stiel verhältnissmässig viel länger als bei den Geckoniden, ziemlich stark abgeplattet, biegsam und elastisch. Von seinem medialen Ende geht ein kräftiger Fortsatz nach vorn und etwas dorsalwärts zum sehr nahe liegenden Quadratum und darauf als runder Knorpelstrang auf diesem Knochen, nahe dessen medialem Rand, ventralwärts (Fig. 28). Alsdann geht der Strang in ein rundes Band über, das ich zwischen dem caudalen Ende des Os pterygoideum und dem Quadratum, welche durch Bindegewebe fest verbunden sind, hindurch noch eine Strecke weiter verfolgen konnte, obwohl es stets undeutlicher wird. Ich konnte es aber

1) Diesen neuen Namen hat GAUPP (Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend, in: SCHWALBE's Morph. Arb., V. 4, 1895), wie mir scheint mit gutem Recht, dem Knochen gegeben, den man früher Squamosum nannte (vgl. HOFFMANN, Reptilien, in: BRONN's Kl. u. Ord.); das Supratemporale ist nach GAUPP und BAUR (Osteologie der Schläfengegend, in: Anat. Anz., V. 10, 1894) das wahre Squamosum; BAUR nennt das Paraquadratum Prosquamosal.

2) Ueber die Gehörknöchelchen und ihr Verhältniss zum ersten Zungenbeinhogen bei *Sphenodon punctatus*, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1874.

nicht bis an die Gelenkkapsel des Unterkiefergelenks verfolgen. PETERS ¹⁾ giebt an, er habe den Bindegewebsstrang bis zum Articulare des Unterkiefers am medialen Rand der Gelenkfläche verfolgen können. Diesen Fortsatz, welcher den Geckoniden und *Uroplates* vollständig fehlt, nenne ich *Processus internus*; PETERS nannte ihn *Processus longus* und verglich ihn mit dem gleichnamigen Fortsatz des Hammers bei den Säugethieren. Hierüber vergleiche man § 5 und 14 weiter unten.

Lateralwärts nimmt die Abflachung des Stieles ab, worauf er in den Insertionstheil übergeht. Dies ist ein gerader, vollständig im Trommelfell liegender Knorpelstab, der von der Mitte des Trommelfells dorsocaudalwärts zieht, also nicht, wie bei *Gecko*, vertical steht. Er ist in der Ebene des Trommelfells stark abgeplattet und springt denn auch medialwärts nur wenig, lateralwärts gar nicht in das Trommelfell vor.

Die Pars inferior ist viel länger, aber auch schmaler als die Pars superior. Die beiden *Processus accessorii* gehen in der Höhe des Stiels vom Insertionstheil ab, beide sind kurz und dick, der *Processus accessorius posterior* ist noch am längsten. Ein von ihnen abgehendes, im Trommelfell verlaufendes Faserbündel fehlt.

Die Sehne der *Extracolumella* ist in derselben Weise wie bei den Geckoniden entwickelt. Ihr mediales Ende heftet sich aber nicht an den *Processus paroticus*, sondern an ein sehr kleines, diesem Fortsatz aufliegendes Knorpelstückchen an. Letzteres ist vom Sehnengewebe leicht isolirbar und besteht aus hyalinem Knorpel, nicht aus Faserknorpel, der als eine Verknorplung der Sehne betrachtet werden könnte; es berührt noch eben die Knorpelplatte auf dem *Processus paroticus* (Fig. 24), ist von diesem aber deutlich getrennt.

Ein Muskel der *Extracolumella* fehlt, wie auch das von den Geckoniden beschriebene Band von der Pars superior zum *Quadratum*.

Die sehr hohe Schleimhautfalte, in der die *Columella* liegt, geht von dem *Processus paroticus* ab, dort, wo die Sehne auf diesem Fortsatz liegt (Fig. 25). In der Falte geht ein Bändchen vom medialen Ende des Stiels der *Extracolumella* zu dem Knorpelstückchen, an dem sich die Sehne inserirt. Die Schleimhaut der Falte ist sehr dünn und durchscheinend, daher das Bändchen in derselben bequem aufzufinden. Durch dieses Bändchen und durch die Verbindung mit dem *Quadratum* mittels des *Processus internus* wird die *Columella auris* in der Gegend

1) l. c.

des Stapes-Extracolumella-Gelenks so gut befestigt, dass auch dadurch Bewegungen im Gelenk ausgeschlossen sind.

DOLLO¹⁾ giebt an, er habe ein die Extracolumella mit dem Unterkiefer verbindendes, sehr starkes Band neben verschiedenen andern Lacertiliern auch bei *Uromastix spinipes* gefunden, von welcher Art er es auch abbildet. Ich habe vergebens nach diesem Ligament gesucht und verweise für weitere Angaben auf § 5. Die Abbildungen von DOLLO sind nicht einwandfrei, namentlich fig. 3, in welcher ich mich sogar nicht vollständig habe orientiren können.

Die Nerven folgen im Allgemeinen dem von *Gecko* beschriebenen Verlauf; ich hebe daher nur die Unterschiede hervor. Erstens fand ich den Ramus recurrens des Trigeminus zum Facialis [vgl. FISCHER's²⁾ Arbeit], den ich bei *Gecko* nicht finden konnte; er liegt auf der Arteria facialis und tritt mit dieser nach vorn vom Processus paroticus aus der Temporalgrube in die Paukenhöhle und geht zum Facialis.

Erheblich von dem Verhalten bei den Geckoniden abweichend ist der Verlauf der Chorda tympani. Sie geht erst caudal von der Columella auris und ziemlich weit lateral vom Facialis ab, zieht darauf zwischen dem Processus paroticus und der diesem anliegenden Sehne der Extracolumella hindurch; alsdann verläuft sie auf dem Quadratum, nahe dessen medialem Rand, somit dorsal von der Extracolumella, ventralwärts zu ihrem am caudalen Rand der Gelenkfläche im Unterkiefer befindlichen Loch, wobei sie lateral vom Processus internus bleibt. Sie bildet eine Schlinge um die Sehne: verlief sie ventral von dieser, so würde dennoch der Processus internus sie verhindern, den geraden Verlauf, den sie bei *Gecko* hat, zu nehmen.

Der Ramus palatinus und der Anfangstheil des Glossopharyngeus liegen in seichten Furchen der Schädelknochen; der hintere Hauptstamm des Facialis verläuft mit seinem Anfangstheil in einer sehr tiefen Rinne des Prooticums, welche von straffem Bindegewebe zu einem Canal ergänzt wird. Das Ganglion geniculi liegt auch tiefer im Facialiscanal als bei den Geckoniden.

Die Carotis interna giebt bereits etwas caudal von der Paukenhöhle die mächtige Arteria facialis ab, die caudal und dorsal vom Stapes in den vom Quadratum und vom Processus paroticus gebildeten

1) On the malleus of the Lacertilia, etc., in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 23, 1883.

2) Die Gehirnnerven der Saurier, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg, V. 2, 1852.

Winkel tritt, wo sie erst noch die Arteria dentalis inferior abgiebt und dann aus der Paukenhöhle tritt. RATHKE ¹⁾ kannte nur diesen Verlauf der Arterie durch die Paukenhöhle und giebt sie auch schon von *Uromastix* an.

Die Carotis interna zieht weiter nach vorn, wie ich schon bei den Geckoniden beschrieben habe; ihre Fortsetzung ist dünner als die Arteria facialis.

Von den Venen habe ich nur zu bemerken, dass durch das Foramen jugulare externum keine Vene austritt.

9. *Lophura amboinensis* SCHLOSSER.

Von dieser Art untersuchte ich an einem jungen Exemplar, dessen Kopf 19 mm lang war, und an dem Schädel eines erwachsenen nur den Processus internus der Extracolumella, in der Hoffnung, denselben bis zum Unterkiefer verfolgen zu können. Das gelang mir aber nicht. Beim jungen Exemplar reichte der Fortsatz, knorplig, bis an die Quadratum-Pterygoid-Verbindung, ging dort aber in Bindegewebe über, das ich nicht weiter zu verfolgen vermochte; ebenso wenig gelang es mir, vom Articulare aus eine Verbindung aufzufinden. Beim erwachsenen Exemplar schlossen die Verhältnisse sich ganz denen von *Uromastix* an.

Das Stapes-Extracolumella-Gelenk konnte ich ohne Schwierigkeit, auch bei dem jungen Exemplar, finden. Die Gelenkspalte steht quer zur Längsaxe der Columella auris.

Die Fortsätze der Extracolumella sind wie bei *Uromastix* entwickelt, nur ist der Processus accessorius posterior erheblich länger.

Der laterale Rand des Quadratoms zeigt dorsal einen Ausschnitt, in den sich ein Fortsatz des Paraquadratoms legt; dadurch nimmt letzterer Knochen Theil an der Bildung des Trommelfellrahmens.

10. *Amphibolurus barbatus* CUV.

Dieser Art fehlt eine äussere Gehörhöhle, indem das Trommelfell ventral nur $2\frac{1}{2}$, dorsal nur $3\frac{1}{2}$ mm, vorn noch weniger in die Tiefe verlagert ist, was für ein Thier von dieser Grösse nur wenig ist; auch wird das Trommelfell nur an seinem dorsocaudalen Rand etwas be-

1) Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 13, 1857.

deckt von einer dicken Falte, welche den vordern Rand des Depressor mandibulae enthält.

Das nicht dünne, aber doch durchscheinende Trommelfell hat eine rundlich-dreieckige Form (Fig. 26); die Insertion der Extracolumella ist von aussen her als weisslicher, opaker Streifen, von der Mitte des Trommelfells bis an dessen dorsocaudalen Rand sichtbar.

Dass die Form des Trommelfells so sehr von der bei *Uromastix* abweicht (vgl. Fig. 26 mit Fig. 22), ist Folge des sehr schrägen Verlaufes des vordern Randes des Depressors. Letzterer entspringt nämlich mit seinen vordern Fasern vom Paraquadratum, vom hintern Ende des Postfrontale und vom lateralen Rand des Os quadratum, weit nach vorn vom Trommelfell; diese Fasern ziehen darauf viel mehr caudal als ventralwärts zum Ende des sehr langen Processus retroarticularis des Unterkiefers. Dadurch ist der bei *Uromastix* vertical gerichtete vordere Rand dieses Muskels hier mehr horizontal gelagert. Die mehr caudalen Fasern des Muskels entspringen wie gewöhnlich von der Fascie in der Nackengegend (Fig. 26).

Der Knorpel auf dem Processus paroticus ist wenig entwickelt und wird vom Depressor bedeckt; er hat nur einen geringen Antheil an der Umgrenzung des Rahmens, in welchem das Trommelfell ausgespannt ist, welcher Rahmen im Uebrigen mit dem von *Uromastix* übereinstimmend gebaut ist. Das 1. Zungenbeinhorn ist nicht durch ein Band mit diesem Knorpel auf dem Processus paroticus verbunden. Ein *M. stylohyoideus* fehlt.

Die Paukenhöhle ist viel vollständiger gegen die Rachenhöhle abgegrenzt als bei *Uromastix*. Die sehr kräftigen *Mm. pterygoidei* ragen so stark medialwärts vom Processus retroarticularis des Unterkiefers und so weit caudalwärts vor, dass sie die Paukenhöhle ventralwärts vollständig begrenzen. Auch biegen sich die *Mm. pterygoidei* hinter der Paukenhöhle etwas dorsalwärts, was durch eine ähnliche Biegung des Processus retroarticularis des Unterkiefers bedingt wird; sie begrenzen hierdurch die Paukenhöhle auch noch ventrocaudalwärts. Dorsalwärts vom dorsocaudalen Rand des *M. pterygoideus* stösst man auf die Muskeln, welche in der lateralen Halswand liegen, nämlich auf den Depressor mandibulae und den Episterno-cleido-mastoideus, welcher letzterer viel mehr ventralwärts und weniger stark caudalwärts zieht als bei *Uromastix* und dadurch mit seiner Vorderfläche, medial vom Depressor, die Paukenhöhle caudalwärts begrenzt; beide Muskeln sind sehr dick. Die Rachenhöhle reicht nicht, wie bei *Uromastix*, lateralwärts bis an den caudalen Trommelfellrand, sondern

bleibt medial vom Episterno-cleido-mastoideus. Auch die starke Verengerung des Kopfes in den Hals ist wichtig, weil hierdurch der Episterno-cleido-mastoideus der Paukenhöhle gegenüber viel mehr medialwärts liegt als bei *Uromastix*.

Die caudale Begrenzung der Paukenhöhle ist demnach sehr vollständig. Die Communication mit der Rachenhöhle ist denn auch nur medialwärts gerichtet. Nach vorn vom Tuberculum sphenoccipitale ist sie eine schmale Spalte zwischen der Seitenkante der Schädelbasis und dem M. pterygoideus. Hinter dem Tuberculum wird sie in verticaler Richtung weiter und reicht noch weit caudalwärts, zwischen die ventralen Nackenmuskeln und den M. pterygoideus hinein, welcher letzterer Muskel dadurch, dass er mit dem Unterkiefer weit caudalwärts reicht, diese letztere Ausdehnung der Communicationsöffnung bedingt. Die Paukenhöhle dehnt sich denn auch noch lateral von der Wirbelsäule, caudal vom Processus paroticus aus. Dieser Theil ihres Raums würde, bei weniger starker Ausdehnung des M. pterygoideus und unvollständiger Abgrenzung der Paukenhöhle, ohne Zweifel der Rachenhöhle noch zugerechnet werden müssen, wie ich das thatsächlich bei den Geckoniden und bei *Uromastix* auch gethan habe.

An der Verengerung der Communication haben auch noch Nerven, Gefäße und Fett auf der vordern und medialen Fläche des Episterno-cleido-mastoideus Antheil.

Weiteres habe ich von den Wandungen der Paukenhöhle nicht hervorzuheben.

Die Columella auris liegt, wie bei allen bereits besprochenen Arten, dem Processus paroticus sehr nahe und diesem parallel; da nun letzterer, etwas schräg zur Medianebene des Thieres, von vorn innen laterocaudalwärts vom Schädel vorspringt, thut dies auch die Columella.

Das Stapes-Extracolumella-Gelenk ist deutlich und hat beinahe plane Flächen, nur ist die Knorpelfläche des Stapes etwas convex, die der Extracolumella entsprechend concav.

Bei einer Columella von $12\frac{1}{2}$ mm Länge kamen $8\frac{3}{4}$ auf den Stapes. Letzterer hat eine ziemlich deutliche, ovale Fussplatte und ist undurchbohrt; lateralwärts wird er etwas dicker.

Von der Extracolumella, die sich der von *Uromastix* sehr genau anschliesst, hebe ich nur hervor, dass die Processus accessorii noch kürzer und undeutlicher sind als bei jener Art; ferner ist der Processus internus zu einer senkrecht zur Columella auris stehenden

trapezförmigen Platte verbreitert, deren lange Basis dem Quadratum aufliegt.

Die Sehne entspringt wie bei *Uromastix* von einem Knorpelstückchen, doch ist letzteres bei *Amphibolurus* grösser und geht continuirlich in den Knorpel auf dem Exoccipitale über. Ein Bändchen von diesem Knorpel zu dem Stiel der Extracolumella fehlt. Die Schleimhautfalte der Columella geht vom Processus paroticus ab. Ein Muskel der Columella ist ebenso wenig wie bei *Uromastix* vorhanden.

Die Nerven, namentlich auch die Chorda tympani, und die Arterien verlaufen wie bei der vorhergehenden Art.

11. *Agama colonorum* DAUD.

Da die Ränder des Trommelfells nur 1 mm unter dem Niveau der Haut liegen, so fehlt eine äussere Gehörhöhle. Am vordern Rande des Trommelfells zeigt die Haut eine erste Andeutung einer Falte, wie ich sie von *Uromastix* beschrieben habe, doch wird das Trommelfell von derselben nicht in nennenswerther Ausdehnung bedeckt und liegt auch im Uebrigen gänzlich frei. Es ist farblos, durchscheinend, mässig dünn, mit deutlicher Insertion der Columella auris. Seine Form gleicht der von *Amphibolurus*, nur ist es mehr gerundet, weniger ausgeprägt dreieckig, indem der vordere Rand des Depressors etwas weniger schräg verläuft. In der Abgrenzung der Paukenhöhle stimmt *Agama* der Hauptsache nach mit *Amphibolurus* überein; doch ist die Communication bei *Agama* etwas weiter, indem erstens der M. pterygoideus schwächer ist und die Paukenhöhle ventralwärts nicht so vollständig begrenzt, und zweitens die caudale Wand durch geringere Dicke des Depressors und des Episternocleido-mastoideus weniger weit medialwärts reicht. Im Vergleich mit *Uromastix* ist die Communication eng.

Eine dorsale Lücke in der lateralen Lamelle des Quadratus wird vom Paraquadratum (und von einer dichten Bindegewebsmasse) ergänzt, wodurch dieser Knochen, wie bei *Uromastix* und *Lophura*, Antheil an der Begrenzung der Paukenhöhle gewinnt. Dorsocaudal davon sitzt dem Quadratum ein flaches, scharf umgrenztes Stück hyalinen Knorpels auf, an dem sich auch das Trommelfell inserirt.

Der Temporalgrube gegenüber wird die Paukenhöhle begrenzt durch eine Wand, die zur Medianebene noch etwas schräger, noch mehr von vorn innen laterocaudalwärts gelagert ist als bei *Uromastix*. Die Paukenhöhlen haben von innen nach aussen einen beträchtlichen

Durchmesser, was bei der Breite des Kopfes von *Agama* nicht verwundern kann.

Die *Columella auris* ist denn auch gleichfalls lang. Ein Gelenk zwischen *Stapes* und *Extracolumella* konnte ich nicht finden.

Der *Stapes* ist im Verhältniss zur ganzen *Columella* kürzer als bei *Amphibolurus*; er ist undurchbohrt, und seine Fussplatte war sehr wenig entwickelt.

Der *Processus internus* der *Extracolumella* ist eine flache, dreieckige Knorpelplatte, die vom medialen Ende des Stiels dorsalwärts und nach vorn zum *Quadratum* zieht und diesem mit ihrer längsten Seite aufsitzt. Sie reicht hier ziemlich weit ventralwärts, jedoch nicht bis an die Verbindung von *Quadratum* und *Pterygoid*.

Die in gewöhnlicher Weise entwickelte Sehne entspringt von einem Knorpelstückchen auf dem *Processus paroticus*, das gegen den Knorpel auf dem lateralen Ende desselben deutlich abgegrenzt ist. Von dem Knorpelstückchen geht in der Schleimhautfalte der *Columella auris* ein Bändchen zum medialen Ende des Stiels, das sich an einem kleinen spitzen Fortsatz desselben inserirt.

Vom Stiel, nahe seinem lateralen Ende, erhebt sich ventralwärts ein spitzer Fortsatz, der bald in ein Band übergeht, das in einer hohen, vom Trommelfell abgehenden Schleimhautfalte ventral zieht bis an die ventrale Paukenhöhlenwand, wo es in der Schleimhaut auf dem *M. pterygoideus*, medial vom Unterkiefer, verschwindet. Es ist ein schwaches Band, das gewiss nicht zum Unterkiefer geht. Es dient wahrscheinlich zur bessern Befestigung der *Columella auris*.

Processus accessorii fehlen; nur wird der *Processus accessorius anterior* durch einen Höcker angedeutet.

Die Nerven und Arterien entsprechen in ihrem Verlauf ganz denen von *Uromastix* und *Amphibolurus*.

12. *Draco volans* L.

Bei dieser Art liegt das Trommelfell in einer Ebene mit der Haut, ohne jede Bedeckung durch Falten; doch liegt es in einer flachen Vertiefung der Körperoberfläche. Es ist deutlich von der umgebenden Haut unterscheidbar, dick, undurchsichtig, weisslich, mit kleinen, schwärzlichen Flecken, nicht membranös wie bei den vorhergehenden Arten. Die Insertion der *Columella* springt etwas hervor, ist aber undeutlich. Das Trommelfell ist rund und sehr klein, da es noch nicht 2 mm hoch ist, bei einer Höhe des Kopfs von 9 mm.

Der *Depressor mandibulae* hat einen vertical gerichteten vordern

Rand und stimmt auch im Uebrigen mit dem Muskel von *Uromastix* überein. Das 1. Zungenbeinhorn ist gänzlich frei vom Schädel; ein *M. stylohyoideus* fehlt.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle ist ziemlich weit, indem die *Mm. pterygoidei* nur schwach sind. Doch ist sie enger als bei *Uromastix*, da die Paukenhöhle lateral noch caudalwärts begrenzt wird und die *Mm. pterygoidei* auch viel weiter caudalwärts reichen.

Die Paukenhöhlen sind verhältnissmässig viel kleiner als bei den andern Agamiden, womit die geringe Grösse des Trommelfells Hand in Hand geht.

Der Körper des Quadratus springt sehr stark in die Paukenhöhle vor. Unterschiede in dem Aufbau der Wandungen gegenüber *Uromastix* bestehen nicht.

Die *Columella auris* ist dort, wo der Stapes und der Stiel der *Extracolumella* sich verbinden, geknickt. Der Stapes geht lateral beträchtlich ventralwärts, und darauf geht der Stiel wieder horizontal bis zum Trommelfell (Fig. 27). Die beiden Abschnitte der *Columella auris* sind nicht gelenkig verbunden, sondern durch eine dicke Scheibe fibrillären Knorpels, welche an ihren Rändern kontinuierlich in das Periost des Stapes und das Perichondrium der *Extracolumella* übergeht. Der Stapes ist ihr gegenüber von Knorpel überzogen.

Der Stapes ist verhältnissmässig kurz; seine Fussplatte ist ausserordentlich gross, rundlich und sitzt dem gleichfalls dicken Stabe etwas excentrisch auf (Fig. 27).

Die *Extracolumella* ist gross, mit langem, dickem Stiel, grossem, sehr breitem Insertionstheil, ohne *Processus accessorii* oder nur mit einer Andeutung derselben bei einem andern Exemplar, und mit langem *Processus internus*, der knorpelig bis zum *Os pterygoideum* reicht. Dort, wo er mit dem Quadratum verbunden ist, zeigt dasselbe ein untiefes, aber scharf umrandetes Grübchen, wodurch die Verbindung viel fester wird.

Die Sehne entspringt von einem medialwärts ziehenden Fortsatz des Knorpelanhangs des *Processus paroticus*. Im Trommelfell wird sie, entsprechend der beträchtlichen Breite des Insertionstheils, in einer flachen Schicht ausgebreitet und ist viel weniger scharf begrenzt als bei den übrigen Lacertiliern.

Im Ganzen ist der Bau der *Columella auris* hier sehr grob, das Trommelfell zwar eine verdünnte, doch nicht membranöse Strecke der

Haut; ich glaube daher nicht, dass hier der schalleitende Apparat noch eine wichtige Rolle spielt. Er macht mehr den Eindruck, als sei er in der Rückbildung begriffen; hiermit in Einklang steht auch das vollständige Fehlen des Trommelfells bei einigen andern Arten dieses Genus. Darüber vergleiche man § 11 weiter unten.

Vom Verlauf der Nerven ist nur wichtig, dass die Chorda tympani, welche caudalwärts von der Columella auris vom Facialis abgeht, nicht zwischen Processus paroticus und Sehne hindurch geht, sondern ventral von der Sehne bleibt. Sie zieht dorsal von der Extracolumella nach vorn und dann auf dem Körper des Quadratus, lateral vom Processus internus, ventralwärts zu ihrem Loch im Unterkiefer. Dieser Verlauf bildet den Uebergang von dem bisher bei den Agamiden gefundenen Verlauf zu dem der Geckoniden und Uroplatiden.

13. *Calotes jubatus* D. et B.

Ohne äussere Gehörhöhle, mit sehr oberflächlich liegendem, vollständig unbedecktem Trommelfell, das von ovaler Form ist, ziemlich dick und mit undeutlicher Insertion der Columella auris.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle ist beinahe so weit wie bei *Uromastix*; doch sind die Mm. pterygoidei viel stärker und verengern die Communication weit mehr als bei jener Art (Fig. 28). Auch wird die Paukenhöhle am hintern Trommelfellrand caudalwärts begrenzt, erstens von einer tiefsten Portion des Depressor mandibulae, die am dorsalen Trommelfellrand vom lateralen Rand des Quadratus entspringt, und medial vor diesem Muskel von der Vorderfläche des schwachen Episterno-cleido-mastoideus. Diese Wand ist aber nur sehr schmal; auch ist sie nicht vertical gerichtet, sondern stark ventrocaudalwärts. Auch die auf dem Episterno-cleido-mastoideus liegenden Weichtheile verengern die Communication noch ein wenig.

Stapes und Stiel der Extracolumella sind gelenkig verbunden; sie bilden einen geraden Stab, der aussen weiter ventralwärts reicht als innen (Fig. 29).

Der ziemlich kurze Stapes hat eine kleine Fussplatte, und sein laterales Ende ist vom Knorpel überzogen.

Der Stiel der Extracolumella ist lang und stark abgeplattet, namentlich die Stelle, wo er in den Insertionstheil übergeht; hier sind denn auch beide Abschnitte der Extracolumella gegen einander sehr beweglich. Der runde, lange Processus internus setzt sich längs des Quadratus in einen Bindegewebsstrang fort, der sich im Pterygoid

und Quadratum verbindenden Bindegewebe verliert (Fig. 29). Der Insertionstheil hat dieselbe Form wie bei *Uromastix*, mit sehr kurzem Processus accessorius anterior und ohne Processus accessorius posterior; sein Knorpel war bei dem untersuchten Exemplar in ausgedehntem Maasse verkalkt. Von der Mitte des Stieles geht ein Band ventralwärts bis an die ventrale Paukenhöhlenwand, wo es in der Schleimhaut auf dem M. pterygoideus, ohne Verband mit dem Unterkiefer, endet. Er durchsetzt die Paukenhöhle ganz frei und liegt nicht in einer vom Trommelfell ausgehenden Schleimhautfalte wie bei *Agama colonorum*. Er zieht die Columella auris ventralwärts (Fig. 29).

Die Sehne der Extracolumella entspringt von einem starken, ventral und nach vorn vom Processus paroticus medialwärts ziehenden Fortsatz des Knorpels, welcher auf dem freien lateralen Ende dieses Fortsatzes des Schädels liegt (Fig. 29). Von diesem Knorpel zieht auch ein Bändchen zum innern Ende des Stiels. Durch diese Verbindungen, namentlich durch den Processus internus, wird die Columella auris etwas lateralwärts von ihrer Mitte unbeweglich festgehalten.

Die Chorda tympani verläuft wie bei *Uromastix*.

Fam. Iguanidae.

14. *Iguana tuberculata* LAUR.

Das Trommelfell liegt an der Körperoberfläche und wird nicht durch Falten geschützt. Es ist etwas viereckig-oval, mit verticaler, dorsal etwas nach vorn geneigter, längster Axe. Die Farbe ist dunkelbraun; es ist membranös, derb, schwach lateralwärts gewölbt. Es schaut nicht gerade lateralwärts, sondern ein wenig caudalwärts.

An der Bildung des Trommelfellrahmens betheiligt sich gleichfalls das Paraquadratum, indem es einen Einschnitt im lateralen Rande des Quadratus ausfüllt (Fig. 36). Der Knorpel auf dem Processus paroticus, der auch bei *Iguana* auftritt, ist klein und wird durch den Depressor mandibulae von der Bildung des Rahmens ausgeschlossen.

Die Paukenhöhle steht durch eine nur sehr enge Oeffnung in Verbindung mit der Rachenhöhle. Zunächst wird sie caudalwärts vollständig begrenzt, ferner ist der M. pterygoideus stark und reicht weit näher an den Schädel heran als bei den Agamiden, was durch die verhältnissmässig geringere Breite und Höhe des Kopfes von *Iguana* bedingt wird. So bleibt denn nur ein schmaler, länglicher, ventralwärts gerichteter Raum zwischen diesen Theilen übrig, der noch dazu durch eine ringsum sich erhebende Schleimhautfalte zu einer sehr

kleinen, lang ovalen Oeffnung verengert wird (Fig. 35). Caudalwärts von dieser Oeffnung ist die Falte 7 mm hoch, nach vorn 3 mm, lateralwärts und medialwärts niedriger. Bei einem zweiten Exemplar war die Oeffnung durch die stärkere Entwicklung der Falten zu einer langen Spalte reducirt. Die Falten sind durch die Dicke der Schleimhaut ziemlich steif, enthalten aber keine Muskeln.

Als weiteres Moment, das mithilft, die Communicationsöffnung zu verengern, ist die beträchtliche Breite der Schädelbasis zu nennen. Diese wird bedingt durch eine vom sehr starken Tuberculum sphenoccipitale zum Processus pterygoideus des Basisphenoids reichende, horizontale Knochenleiste (Fig. 31), welche medial eine ventrale Wand für die Paukenhöhle bildet. Die vollständige caudale Begrenzung der Paukenhöhle wird nur durch den ausserordentlichen Umfang des viel mehr ventralwärts als caudalwärts ziehenden Episterno-cleido-mastoideus erzielt; der Depressor mandibulae ist sehr dünn und theiligt sich hieran nur sehr wenig. Der M. pterygoideus reicht caudalwärts bis an den Episterno-cleido-mastoideus. Er begrenzt zusammen mit dem Tuberculum sphenoccipitale und der Knochenleiste, welche die Schädelbasis lateralwärts verbreitert, ferner mit der Schleimhautfalte ventralwärts die Paukenhöhle vollständig bis auf die kleine Communicationsöffnung.

Von der vordern Paukenhöhlenwand ist nur erwähnenswerth, dass das Quadratum sich medialwärts zu einer breiten Knochenplatte erhebt, die bis beinahe an die Crista prootica, welche gleichfalls hoch ist, reicht. Die straffe Membran, welche beide verbindet, ist sehr stark, dazu differenzirt sich in ihr noch ein dickes Faserbündel (Fig. 36). Demnach ist die Begrenzung der Paukenhöhle gegen die Temporalgrube fast ganz knöchern.

Die laterale Lamelle des Quadratus ist niedrig; sie zeigt dorsalwärts einen Ausschnitt, der von einer, zum Theil faserknorpeligen Membran ausgefüllt wird, während der Rand von einem Fortsatz des Paraquadratus ergänzt wird (Fig. 36). Durch letztern und durch die feste Verbindung der medialen Lamelle des Quadratus mit der Crista prootica mittels der schmalen, sehr starken Membran ist das Quadratum unbeweglich mit dem Schädel verbunden. Meines Erachtens wird dies auch für die Agamiden Geltung haben, bei denen sich ja gleichfalls ein Fortsatz des Paraquadratus in einen Ausschnitt des Quadratus legt.

Wie aus dem über die Communication mit der Rachenhöhle Ge-

sagtem hervorgeht, ist die mediale, vom Schädel gebildete Paukenhöhlenwand ebenfalls eine vollständige.

Oben hinten liegt die Fenestra utricularis, nach unten davon das Foramen jugulare externum, an der dorsalen Wand einer in der Basis des Tuberculum speno-occipitale liegenden Vertiefung, die im Basioccipitale sehr weit medialwärts reicht (Fig. 31 u. 32) und dort nur durch eine dicke Knochenpartie, ventral von der Schädelhöhle, von der gleichen Vertiefung der andern Seite getrennt bleibt. Die Schleimhaut der Paukenhöhle liegt der knöchernen Wand dieser Höhle direct an. Nach vorn wird sie begrenzt durch eine hohe verticale Knochenleiste, die von der seitlichen Schädelwand lateralwärts vorspringt (Fig. 31).

Zwischen Fenestra utricularis und Foramen jugulare erhebt sich eine hohe Knochenleiste, auf welcher die Schleimhaut eine Falte bildet, in der die Carotis und der Ramus communicans internus verlaufen; dadurch wird die Höhle im Basioccipitale noch mehr gegen die übrige Paukenhöhle abgegrenzt.

Vorn ist die mediale Paukenhöhlenwand, wie bei allen andern Lacertiliern, viel niedriger als hinten; dies wird durch den schrägen Stand der vordern Wand bedingt (Fig. 31).

Das Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella ist gut entwickelt (Fig. 33, 34). Der Stapes ist doppelt so lang wie die Extracolumella (10 bei 5 mm). Ersterer (Fig. 30) ist eine lange, dünne Knochensäule, mit sehr kleiner, keulenförmiger Verdickung am innern Ende, also ohne Fussplatte; lateral ist er etwas mehr verdickt und trägt eine knorplige Epiphyse, durch welche er mit der Extracolumella articulirt. Diese Gelenkfläche liegt sehr schräg zur Längsaxe des Stapes und schaut nach vorn, etwas nach aussen und oben; sie ist 1 mm breit und $\frac{3}{4}$ mm hoch.

Der runde, dünne Stiel der hyalinknorpligen Extracolumella geht aussen in die lateralwärts gerichtete Pars superior und inferior über, von denen erstere noch jederseits einen langen, zarten Processus accessorius abgibt (Fig. 33, 34). Alle diese Fortsätze enden im Trommelfell; in diesem liegt auch die Sehne von der Pars inferior zu der Pars superior und umschliesst mit diesen ein Dreieck (Fig. 33), das von der Schleimhaut ausgefüllt wird. Senkrecht vom medialen Ende des Stiels geht der Processus longus ab als $2\frac{1}{2}$ mm lange und $1\frac{3}{4}$ mm breite Platte, deren Ende sich am Quadratum anheftet; ventral reicht sie nicht bis zum Os pterygoideum.

Die laterale Fläche des Processus paroticus ist knorplig überzogen

und trägt ein am vordern Rande etwas grösseres Knorpelstück, welches medialwärts zieht und von dem die Sehne der Extracolumella abgeht (Fig. 36)

Die Nerven hat FISCHER¹⁾ sehr eingehend beschrieben. Wichtige Unterschiede mit dem von ihm angegebenen Verlauf fand ich nicht; auf Fig. 37 habe ich sie abgebildet.

Der Ramus recurrens nervi trigemini ad nervum facialem entspringt mit einem Ast aus dem Facialis selbst, mit einem zweiten Ast aus der Chorda tympani und bildet dann einen Plexus auf der Arteria facialis. Mit dieser Arterie geht er nach vorn vom Processus paroticus, durch das sehnige Bindegewebe, welches das Quadratum mit dem Squamosum und dem Processus paroticus verbindet, aus der Paukenhöhle in die Temporalgrube. FISCHER (p. 11) lässt ihn hinter dem Querfortsatz des Occipitale laterale verlaufen; dies ist nicht richtig, aber es geht ein Aestchen auf dem Ramus cervicalis der Arteria facialis nach hinten über diesen Fortsatz, und dieses hat FISCHER vielleicht für den eigentlichen Ramus recurrens gehalten.

Die Chorda tympani verläuft zwischen der Sehne der Extracolumella und dem Schädel hindurch, und darauf ventralwärts auf dem Quadratum, lateral von der Anheftung des Processus longus.

Der Ramus communicans internus tritt aus dem Ganglion geniculi, wie FISCHER schon hervorhebt; weiter fand ich ihn etwas anders als FISCHER, der ihn durchaus doppelt antraf, ich dagegen vorn nur einen Stamm (Fig. 37). Er geht auf der Leiste zwischen Fenestra utricularis und Foramen jugulare externum caudalwärts.

Rinnen oder Furchen der Schädelwand für die Nerven sind nicht vorhanden.

Der Glossopharyngeus tritt wie immer durch den Recessus scalae tympani zu Tage. Das sehr grosse Ganglion petrosum liegt hinter der Paukenhöhle zwischen Complexus minor und M. episterno-cleido-mastoideus.

Die Venen weichen nicht ab von dem von *Gecko verticillatus* beschriebenen Verlauf. Eine durch das Foramen jugulare externum und den Recessus scalae tympani austretende Vene ist nicht vorhanden. Ich injicirte die Vena jugularis vom Hals aus; dadurch wurden überall die venösen Sinus im Periost der Schädelhöhle sehr deutlich. Es zeigte sich, dass das Blut abgeführt wird durch eine

1) Die Gehirnnerven der Saurier, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg, V. 2, 1852.

Vene, die zwischen Schädel und Bogen des Atlas austritt, und zwar auch das Blut aus der Labyrinthgegend. Eine Vene durch das Foramen jugulare und den Recessus scalae tympani würde überflüssig sein; ich fand dort auch keine Spur der Injectionsflüssigkeit.

15. *Phrynosoma cornutum* HARL.

Das Trommelfell liegt ganz frei im Niveau der Haut und schaut stark caudalwärts und ventralwärts nach aussen. Es ist lang oval, und seine längste Axe verläuft schräg von dorsal nach hinten nach vorn und ventral. Es ist nicht nach aussen vorgewölbt, sondern ganz flach und dazu undurchscheinend, derb, nicht membranös, von graubrauner bis weisslicher Farbe mit je einem grossen, in der Mitte des vordern und des hintern Randes tief schwarzen Fleck. Schuppen fehlen, und der Unterschied von der Haut ist ringsum deutlich.

Von aussen kann man die Insertion der Extracolumella nicht sehen; nur die ventrale Spitze derselben, in der Mitte des Trommelfells, springt etwas nach aussen vor. Die Ränder des Trommelfells sind ringsum mit der Haut etwas verschiebbar; in Folge dessen ist es nicht straff gespannt.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle findet nur durch eine sehr enge, dreieckige Oeffnung statt (Fig. 38). Dass diese so eng ist, ist zum Theil die Folge von Faltenbildungen der Schleimhaut; aber auch der *M. pterygoideus* verengert sie beträchtlich, indem er seinen Ursprung caudalwärts bis zum Tuberculum speno-occipitale auf den Seitenrand des Basisphenoideums ausdehnt (Fig. 39). Nach hinten reicht die Oeffnung nicht weit, indem dort der *M. episterno-cleido-mastoideus* und auch noch Weichtheile liegen (Fig. 39). Lateralwärts jedoch liegt der *M. pterygoideus* nicht, denn der Unterkiefer reicht nicht so weit caudalwärts, indem ein *Processus retroarticularis* beinahe gänzlich fehlt, sondern dort stösst man auf den *Depressor mandibulae*, der in Folge seiner beträchtlichen Dicke weit medialwärts reicht.

Die Oeffnung ist horizontal und liegt in der ventralen Paukenhöhlenwand.

Die Paukenhöhle ist nach allen Seiten deutlich begrenzt. Ihre ventrale Wand wird vorn vom *M. pterygoideus*, lateral vom *Depressor mandibulae*, nach innen hinten von einer kreisrunden Schleimhautfalte gebildet, in welcher die Communicationsöffnung liegt. Der *Depressor mandibulae* verläuft sehr schräg von seinem Ursprung ventralwärts und nach vorn, seine Vorderfläche bildet nicht nur die caudale, sondern

auch die ventrale Wand der Paukenhöhle. Medianwärts von ihm liegen der Anfang der Episterno-cleido-mastoideus und verschiedene Weichtheile und helfen die Paukenhöhle caudalwärts begrenzen.

An der Bildung der vordern dorsalen Wand haben der *M. protractor pterygoidei* und der *M. temporalis* einen beträchtlichen Antheil (Fig. 40, 41). Ersterer Muskel ist deutlich vom *M. pterygoideus* getrennt, liegt dorsal von dessen caudalem Theil. Die laterale Leiste des Quadratum ist sehr stark muschelförmig entwickelt, wodurch dort ein Nebenraum der Paukenhöhle entsteht (Fig. 41). Der *Depressor mandibulae* entspringt mit zwei Portionen, mit einer Hauptportion von der Fascie auf den dorsalen Nackenmuskeln und mit einer tiefen Portion vom Squamosum und Paraquadratum an der hintern, obren Ecke des Trommelfells. Beide inseriren sich am Unterkiefer, die tiefe Portion nach vorn und medial von der Hauptportion. Sie heften sich mit einem gemeinsamen Sehnenblatt an den Unterkiefer. Nur die Fasern der tiefen Portion betheiligen sich an der Begrenzung der Paukenhöhle. SANDERS¹⁾ beschrieb von *Phrynosoma coronatum* die Hauptportion des *Depressor* als „*Neuromandibularis*“, die tiefe Portion als „*Digastricus*“, als zwei vollständig getrennte Muskeln. Mag dies auch bei der von ihm untersuchten Art richtig sein, das Verhalten bei *Phrynosoma cornutum* zeigt, dass wir es nur mit einer Theilung des *Depressor mandibulae* zu thun haben. Der Name „*Digastricus*“ ist schon darum nicht richtig, weil er bereits früher von SANDERS²⁾ selbst einem Muskel der Geckoniden gegeben wurde, der sich durch seinen Ursprung und seine lange, dünne Endsehne unterscheidet von dem fraglichen Muskel, der eine erst innerhalb des Genus *Phrynosoma* abgespaltene Portion des *Depressor mandibulae* ist.

Ein Gelenk zwischen den beiden Theilen der *Columella auris* fand ich nicht, doch können mir etwaige Spuren eines solchen wegen der Kleinheit des Thiers entgangen sein.

Der Stapes ist undurchbohrt. Die *Extracolumella* misst von innen nach aussen $\frac{2}{5}$ von der Länge des Stapes; der *Processus internus* ist deutlich und reicht bis beinahe zum *Os pterygoideum*. Der Insertionstheil ist massiv, stark verkalkt, mit deutlichem *Processus accessorius anterior* ohne *Processus accessorius posterior*. Die Sehne liegt der *Extracolumella* aussen überall an, ist aber gegen das Bindegewebe

1) Notes on the myology of *Phrynosoma coronatum*, in: Proc. zool. Soc. London, 1874.

2) Notes on the myology of *Platydaetylus japonicus*, in: Proc. zool. Soc. London, 1870.

des Trommelfells nicht bestimmt abgegrenzt. Sie entspringt von einem verkalkten Knorpelstückchen, das der dorsolateralen Ecke des Quadratum aufsitzt und nicht scharf von diesem Knochen getrennt ist. Der Knorpel lag auch dem Paraquadratum und Squamosum an, nicht aber dem Processus paroticus. Von ihm geht ein Bändchen in der Schleimhautfalte der Columella zum innern Ende des Stiels der Extracolumella.

Von den Nerven hebe ich nur hervor, dass die Chorda tympani zwischen Extracolumella und Sehne verläuft und dann lateral von der Verbindung des Processus internus mit dem Quadratum auf diesem Knochen ventralwärts geht.

16. *Polychrus marmoratus* L.

Das Trommelfell ist von aussen ganz sichtbar und nur hinten dadurch etwas eingesunken, dass es nicht rein lateralwärts schaut, sondern auch etwas caudalwärts. Die Form ist unregelmässig oval, mit verticaler längster Axe.

Die Insertion der Extracolumella springt deutlich nach aussen vor als ein breiter Streifen, der vom dorsocaudalen Rande bis zur Mitte des Trommelfells reicht und dieses schwach nach aussen vorwölbt.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle (Fig. 42) ist eng, aber doch viel weiter als bei *Iguana* oder *Phrynosoma*, indem Schleimhautfalten fehlen. Die geringe Ausdehnung der Oeffnung wird erstens bedingt durch die sehr grosse Entfaltung des M. pterygoideus, der in medialer Richtung bis ventral vom Basisphenoideum reicht, zweitens durch die Dicke der lateralen Halswand hinter dem Trommelfell, welche ebenso weit medialwärts reicht wie der hintere Theil des M. pterygoideus (Fig. 43).

Dazu kommt noch, dass auf der medialen Fläche des Episternocleido-mastoideus verschiedene Gefässe und Nerven (Vena jugularis, Carotis, N. vagus, N. hypoglossus) liegen, die in Fett eingebettet sind und die Communication merkbar verengern. Es bleibt eine mehr medialwärts als ventralwärts schauende Communicationsöffnung übrig, welche sich nach vorn bis zum Processus pterygoideus des Basisphenoideums als schmale Spalte fortsetzt.

Die vollkommene hintere Paukenhöhlenwand wird gebildet (Fig. 43) vom Depressor mandibulae, nach innen von diesem dorsal vom Episternocleido-mastoideus, der von der Hinterfläche des Processus paroticus entspringt und ventral und etwas caudal verläuft, während

mehr ventral nach innen vorn von diesem Muskel die schon erwähnten Weichtheile liegen.

Das Quadratum bleibt mit seinem innern Rande weit von der sehr niedrigen Crista parotica entfernt. Zwischen beiden wird die vordere Wand gebildet von der Membran, von welcher der M. temporalis entspringt, dessen Antheil an dieser Wand mithin ein beträchtlicher ist. Mehr ventral liegt wie immer der vom Prooticum zum Os pterygoideum gehende M. retractor pterygoidei.

Ventral bildet der M. pterygoideus eine vollständige Wand; dies ist, wie wir sahen, bei *Phrynosoma* ganz anders.

Ein Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella fehlt; auch Andeutungen eines solchen konnte ich nicht finden. Der Stiel der Extracolumella ist etwa halb so lang wie der Stapes; der grosse Processus internus bildet eine Platte quer zur Längsaxe der Columella und reicht bis nahe an das Os pterygoideum. Der Insertionstheil ist flach und breit und liegt ganz im Trommelfell; ein Processus accessorius anterior ist nur durch einen Höcker angedeutet. Der Processus accessorius posterior ist klein, aber deutlich und geht vom hintern dorsalen Ende der Pars superior ventral zum hintern Rande des Trommelfells; dadurch bildet das Faserbündel in diesem Rande eine bindegewebige Fortsetzung des Processus bis zur Schleimhaut auf dem M. pterygoideus, medial vom Articulare. Bis zum Unterkiefer reicht es nicht, und der Verband zwischen Fortsatz und Faserstrang ist nur ein zufälliger, hervorgerufen durch den dorsalen Ursprung des Processus accessorius posterior.

Im Stiel und im Insertionstheil treten ausgedehnte Verkalkungen auf.

Die Sehne der Extracolumella liegt derselben aussen überall an; sie inserirt sich am Schädel mittels eines kleinen, hyalinen Knorpelstückchens, das nach unten aussen auf dem Squamosum liegt zwischen Quadratum und Processus paroticus, also wie das Knorpelchen bei *Iguana*. Der Processus paroticus hat auf seiner freien lateralen Fläche nur einen sehr dünnen Knorpelüberzug, welcher ihm ganz angehört und nicht wie ein dorsaler Rest des Zungenbeinbogens gegen ihn abgegrenzt ist. Der Zungenbeinbogen ist ganz frei vom Schädel.

Vom Verlauf der Nerven ist nur wichtig, dass die Chorda tympani zwischen Sehne und Stiel der Extracolumella lateral geht und auch weiter wie bei *Phrynosoma*, nicht wie bei *Iguana* verläuft.

Fam. *Zonuridae*.17. *Zonurus cordylus* L.

Das Trommelfell liegt tief, so dass es vollkommen geschützt ist. Die äussere Gehörhöhle, die durch eine grosse, $5\frac{1}{2}$ mm hohe und 2 mm breite, verticale Spalte nach aussen mündet, wird gebildet durch eine Ueberwölbung des Trommelfells von der Vorderseite her durch eine Falte der Haut auf dem M. temporalis, welche von starken Knochenschuppen gestützt wird. Hinten liegt das Trommelfell zwar tief, wird aber nur unten etwas überwölbt (Fig. 44). Durch die Oeffnung sieht man den hintern dorsalen Theil des Trommelfells mit der Insertion der Extracolumella.

Präparirt man die Haut ab, so bleibt von der vordern Wand der Höhle nur ein schmaler, 1 mm breiter Streifen übrig, der von der Hinterfläche des Quadratus gebildet wird (Fig. 45). Nach hinten ventral sieht man die oberflächliche Portion des Depressor mandibulae, hinter die Hauptportion dieses Muskels, welche mit ihren vordern Flächen eine niedrige Wand der äussern Gehörhöhle bilden, nach innen von der Haut. Zwischen Quadratum und Depressor mandibulae ist das Trommelfell nur etwa $\frac{3}{4}$ mm eingesunken; die äussere Gehörhöhle kommt also nur durch die Hautfalte zu Stande. Das Trommelfell schaut stark caudalwärts und etwas ventralwärts.

Die Paukenhöhle steht mit der Rachenhöhle in weiter Communication. Von innen kann man, mit Ausnahme der medialen, alle Wände der Paukenhöhle sehen, namentlich dadurch, dass sie nach hinten ganz offen ist, da das Trommelfell in einer Ebene liegt mit der Seitenwand der Rachenhöhle, welche von der Innenfläche der seitlichen Halsmuskeln gebildet wird. Dabei ist auch der M. pterygoideus am hintern Ende des Unterkiefers nur wenig entwickelt. Während bei den Iguaniden der Episterno-cleido-mastoideus in Folge seines mehr verticalen Verlaufs sich betheiligt an der Bildung der caudalen Wand der Paukenhöhle, thut er dies bei *Zonurus* nicht wegen seines stark caudalwärts gerichteten, fast horizontalen Verlaufs.

Der Antheil des M. temporalis an der dorsalen und vordern Begrenzung ist ein sehr beträchtlicher, da das Quadratum weit vom Schädel entfernt ist. Der Körper des Quadratus springt sehr stark nach hinten vor und trennt dadurch, wenn auch unvollkommen, einen lateralen Theil von der übrigen Paukenhöhle ab.

Ein Gelenk zwischen knöchernem und knorpligem Abschnitt der Columella auris fehlt.

Der undurchbohrte Stapes ist eine lange Knochensäule, die medial zu einer kleinen Endplatte verbreitert ist. Der Stiel der Extracolumella ist etwa halb so lang wie der Stapes; sein Processus internus ist gross und zu einer senkrecht auf ihm stehenden Knorpellamelle abgeplattet, deren lateroventrales Ende nicht bis zum Os pterygoideum reicht. Der Insertionstheil reicht dorsoventral vom hintern Rande bis zur Mitte des Trommelfells; seine beiden Processus accessorii gehen mit breiter Basis von der Pars superior ab, sind aber nur kurz. Der Insertionstheil liegt nur mit seinen beiden Enden im Trommelfell, zwischen ihm und der Sehne der Extracolumella bleibt eine niedrige Lücke. Die Sehne entspringt am Schädel von einem kleinen Knorpelstückchen, das zwischen Quadratum und unterer, äusserer Ecke des Processus paroticus auf dem Squamosum liegt.

Die Chorda tympani geht zwischen der Extracolumella und dessen Sehne hindurch, wie bei *Phrynosoma* und *Polychrus*.

Die Arterien haben denselben Verlauf wie bei *Iguana* und den Agamiden.

Fam. *Anguidae*.

18. *Ophisaurus apus* PALL.

Die sehr vollkommene äussere Gehörhöhle mündet nach aussen durch eine spaltförmige Gehöröffnung (Fig. 46), die aussen horizontal und nur hinten etwas dorsal gebogen ist. An ihrem dorsalen und vordern Rande sind die Knochenschuppen der Haut gross, wodurch diese sehr steif und dick ist; am ventralen und hintern Rande sind die Schuppen viel kleiner und die nur 1 mm dicke Haut etwas beweglich. Innerhalb der Haut macht die Längsaxe der Gehörspalte eine Drehung, so dass sie innen beinahe vertical steht; dort ist sie $2\frac{1}{2}$ mm hoch und liegt zwischen dem Sphincter colli, der sie caudal und ventral, und einer Hautfalte auf dem Quadratum, die sie vorn begrenzt.

Vom untern Rande der Oeffnung gehen die vordersten Fasern des Sphincter colli ventral und heften sich nahe der ventralen Medianlinie an die Haut der Kehlgegend, die dort durch starke Knochenschuppen sehr fest und wenig beweglich ist. Der Muskel wird nicht nur die Haut der Kehlgegend bewegen, sondern viel mehr den ventralen Rand der Gehöröffnung nach unten ziehen und letztere dadurch erweitern. Die Haut ist aber ventral von der Gehöröffnung immer noch zu steif, als dass starke Veränderungen der Form der Gehöröffnung

möglich wären. Nach innen kommt man in einen runden, stark von innen nach aussen abgeflachten Raum, die äussere Gehörhöhle. Diese dehnt sich vor allem dorsal- und caudalwärts, aber auch nach vorn und ventral von der Oeffnung aus. Die Höhle wird gebildet durch eine Einstülpung der Haut zwischen Quadratum und Depressor mandibulae, bis nach innen von den vordern, lateralen Halsmuskeln, wodurch das Trommelfell sich mit seinem caudalen Rande an der Innenseite dieser Muskeln inserirt und von diesen von hinten her überwölbt wird, indem dieselben sich mit ihrem vordern Rande dem Quadratum nähern.

Dorsal vom Trommelfell liegt ein grosser, hyalinknorplicher Anhang des Schädels (Fig. 49, 51), welcher dasselbe stark überwölbt und eine feste Begrenzung für die Gehörhöhle bildet, wodurch deren Wände vom Trommelfell abgedrängt werden. Der ventrale Rand des Knorpels liegt $1\frac{3}{4}$ mm lateral vom Trommelfell und drängt die vordere Hautfalte von diesem ab. Die hintere Wand steht sehr schräg von vorn dorsal nach hinten ventral und bildet auch eine äussere Begrenzung der Gehörhöhle, indem sie von innen hinten nach aussen vorn geht. Unter der Haut der Höhle findet sich dort eine tiefe Portion des Depressor mandibulae, die vom Squamosum und Paraquadratum entspringt, vielleicht auch vom Knorpelanhang (Fig. 50). Sie zieht über letztern hin, wobei sie durch ihn lateralwärts vom Trommelfell abgedrängt wird, ventralwärts zum Unterkiefer, wo sie sich medial von der Hauptportion des Depressor inserirt, von der sie überhaupt geschieden ist. Diese Hauptportion entspringt auch viel mehr dorsal vom Nacken und vom Kopf (Fig. 48 u. 49). Da die tiefe Portion medialwärts bis zum Trommelfell reicht, bildet sie die ganze caudale Wand der äussern Gehörhöhle. Lateral und nach vorn von ihr liegt die genannte Hauptportion und ferner der Sphincter colli, die der Falte hinter der Ohröffnung eine beträchtliche Dicke verleihen. Der Zungenbeinbogen bleibt vom Schädel entfernt und nimmt also nicht Theil an der Begrenzung der äussern Gehörhöhle, was er bei den Geckoniden in so hohem Maasse thut. Ein *M. stylohyoideus* fehlt.

Die untere Wand wird gebildet vom Quadratum und einem straffen Bande, das diesen Knochen mit dem Unterkiefer verbindet; nach hinten ventral liegt in der Hautfalte über dem Trommelfell der Vorderrand der oberflächlichen Portion des Depressor mandibulae, welcher sehr stark entwickelt ist (Fig. 48, 51).

Der Raum, der nach aussen vom Trommelfell zwischen den angeführten Wandungen noch übrig bleibt, wird bis auf die kleine äussere Gehöröffnung durch die Hautfalte begrenzt.

Die laterocaudale Falte ist sehr dick, wodurch der hintere Rand des Trommelfells weit medialwärts zu liegen kommt, viel mehr als der vordere Rand. Das Trommelfell schaut stark caudalwärts. Es ist lang oval (Fig. 51), misst 7 : 4 mm, und seine längste Axe ist sehr schräg von vorn dorsal nach hinten ventral gerichtet. Der ventrocaudale Rand des Trommelfells ist nach dem Ende des Unterkiefers zu etwas ausgezogen. Durch die nicht stark vorragende Insertion der Extracolumella wird es schwach nach aussen vorgewölbt. Es ist dick, wenig durchscheinend. Sein dorsaler Rand inserirt sich an den obern Rand des Knorpels auf dem Quadratum, der untere an das Band vom Quadratum zum Unterkiefer, der vordere an die Hinterfläche jenes Knochens, der hintere liegt auf Muskeln, dorsal auch auf dem Processus paroticus (Fig. 51).

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle ist in Folge der sehr starken Entwicklung des *M. pterygoideus* sehr eng. Dieser Muskel reicht sehr weit medialwärts und caudalwärts, so dass sein hinteres, inneres Ende nach unten vom Basisoccipitale und von den sehr starken, weit ventral reichenden Nackenmuskeln liegt und diese letztern berührt. Eine Oeffnung besteht dort nicht, obwohl man die einander zugekehrten Flächen der Schleimbaut, die nicht verwachsen sind, gewaltsam von einander entfernen kann. Nach vorn zu reicht der *M. pterygoideus* nicht so weit dorsalwärts, und dadurch bleibt hinter dem Processus pterygoideus des Basisphenoideums eine Oeffnung, die in die Paukenhöhle führt. Eine zweite Communication besteht hinten und lateral, dorsal vom hintern Ende des *M. pterygoideus*, lateral von der lateroventralen Nackenmuskulatur, medial und ventral vom *M. episterno-cleido-mastoideus*. Durch den stark caudalwärts, nur wenig ventralwärts gerichteten Verlauf dieses letztern Muskels fehlt dort eine hintere Begrenzung der Paukenhöhle.

Wäre der *M. pterygoideus* weniger gross, so würde die Communication eine sehr geräumige sein, etwa wie bei *Uromastix*.

Für den lateralen Theil der Paukenhöhle unter dem Trommelfell bildet das Quadratum die vordere Wand, und medial davon dehnt die Paukenhöhle sich nach vorn aus bis zum Processus pterygoideus. Dieser innere, vordere Abschnitt ist sehr schmal, indem erstens das Quadratum nur 2 mm lateral vom Schädel liegt und zweitens der Processus pterygoideus mehr ventralwärts als lateralwärts gerichtet ist, wodurch das Pterygoideum nur wenig von der Medianebene des Thiers entfernt bleibt. Das Quadratum liegt sehr weit caudal, beinahe in einer Querebene mit dem Hinterhauptsgelenk; dadurch findet man

medial von der Paukenhöhle die Nackenmuskeln (*M. complexus minor*, *Rectus capitis anticus major*), welche sonst die Rachenhöhle begrenzen. Bei dem Verschluss der Paukenhöhle durch den *M. pterygoideus* ist ein dorsaler Theil der Rachenhöhle nach hinten von der eigentlichen Paukenhöhle mit abgegrenzt.

Die *Columella auris* geht vom Schädel lateralwärts etwas ventralwärts und ziemlich stark caudalwärts. Ihre Länge von der Fussplatte bis zum Trommelfell ist $7\frac{1}{4}$ mm. Die Schleimbautfalte der *Columella* entspringt vom *Processus paroticus*.

Zwischen *Stapes* und *Extracolumella* befindet sich ein sehr deutliches Gelenk.

Der *Stapes* ist ein $5\frac{1}{2}$ mm langes und nur $\pm\frac{1}{4}$ mm dickes Knochenstäbchen, das sich medial kegelförmig zu der Fussplatte verbreitert, deren runde Grundfläche in der *Fenestra utricularis* etwa 1 mm Durchmesser hat; eine Durchbohrung ist nicht vorhanden. Lateral verbreitert er sich sehr beträchtlich und trägt eine deutliche, flache Knorpel-epiphyse, welche die Gelenkfläche für die *Extracolumella* bildet. Diese Fläche ist rund, steht nahezu senkrecht zur Längsaxe der *Columella auris* und ist schwach convex.

Mit einer etwas concaven, runden Gelenkfläche sitzt lateral auf dem *Stapes* die *Extracolumella*. Der sehr kurze Stiel derselben, der, entsprechend der Gelenkfläche, innen rund und dick und aussen in der Richtung der grössten Länge des Insertionstheils sehr stark abgeplattet ist, geht als breiter, aber sehr flacher Knorpelstreifen in letztere über. Ein *Processus internus* fehlt.

Der Insertionstheil ist ein vollständig im Trommelfell liegender Knorpelstab, der in seiner Mitte etwa $\frac{3}{4}$ mm dick, 2 mm lang und nahe dem Ende seiner *Pars superior* nahezu 1 mm breit ist. Die zugespitzte *Pars inferior* reicht bis zur Mitte des Trommelfells und ist ebenso lang wie die *Pars superior*. Andere Fortsätze fehlen. Die *Extracolumella* ist hyalinknorpelig, ohne Verkalkung.

Die Sehne entspringt vom *Processus paroticus*, medial vom *Quadratum*, und liegt dem Insertionstheil überall auf.

Specielle Knorpelanhänge des *Processus paroticus* fehlen. Der Zungenbeinbogen ist ganz frei vom Schädel.

Die *Chorda tympani* geht zwischen dem *Processus paroticus* und der Sehne hindurch, also wie bei *Iguana*; auch ihr weiterer Verlauf ist wie bei dieser Art.

19. *Anguis fragilis* L.

Bei dieser Art hat die Haut über der Gehörgegend dieselbe Beschuppung wie anderwärts. Es existirt weder ein oberflächliches, in der Haut liegendes Trommelfell, noch eine makroskopisch sichtbare Oeffnung, die in eine äussere Gehörhöhle führte, wie ich dies von *Ophisaurus apus* beschrieben habe.

LEYDIG, welcher sich hiermit ausführlich beschäftigt hat, sagt Folgendes ¹⁾: „Fast länger noch habe ich dem mittlern Ohr der Blindschleiche Aufmerksamkeit gewidmet und zwar im Hinblick auf die An- oder Abwesenheit eines Trommelfells.

Vor BIBRON u. DUMÉRIL sagen alle Zoologen, welche das Ohr der Blindschleiche näher betrachteten, dass hier von aussen nichts vom Gehörorgan sichtbar sei: das Trommelfell liege versteckt unter der Haut. Anders sprechen sich die genannten französischen Herpetologen aus, indem sie behaupten, es sei eine feine Ohrspalte vorhanden, zwar etwas versteckt, aber doch deutlich genug (*Erpétologie générale*, V. 5, p. 792).

Ich habe, nachdem ich mit dieser Angabe bekannt geworden war, von neuem alte und junge Thiere auf das Vorhandensein der Ohröffnung untersucht, bin aber auf kein Thier gestossen, bei welchem ein von der äussern Haut vorgestelltes Trommelfell mit Sicherheit zu erkennen gewesen wäre. Nur einmal schien es mir an einem grossen, weiblichen Thier, als ob ein ganz feines Ohrspältchen zugegen sei; aber bei näherer Prüfung wollte es sich nicht bestätigen: die äussere Haut, abgezogen und von innen angesehen, liess nichts von einer Oeffnung wahrnehmen; die Stelle, wo das Trommelfell sein sollte, war erfüllt von einem weichen, lockern Bindegewebe, welches der Schleimhaut der Paukenhöhle zugehörte. Das Ergebniss meiner Studien könnte ich so zusammenfassen: bei geringer Grösse des Os tympanicum ist auch der Recessus der Rachenhöhle, welcher zur Paukenhöhle wird, viel kleiner als bei *Lacerta*, und darum rücken die Muskeln, welche aussen um das Os tympanicum liegen, so nahe an einander, dass über der Schleimhaut kein Theil der äussern Haut sich als deckender Ueberzug unter der Form eines Trommelfells abgrenzt, und es geht die ganze Beschuppung ununterbrochen darüber weg.

Immerhin muss es aber doch Thiere geben, wo das Ohr von

1) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872, p. 89 u. f.

aussen durch ein winziges Spältchen bezeichnet wird. Denn abgesehen von BIBRON u. DUMÉRIL finde ich bei JEITTELES (Prodromus faunae Hungariae superioris), dessen Angaben ich Vertrauen schenken möchte, von der *Anguis fragilis* der Kaschauer Gegend gesagt: „Ohröffnung ist sehr deutlich“. Damit steht aber im Widerspruch, wenn ein anderer ungarischer Zoolog, FRIVALDSZKY (Monographia serpentum Hungariae, Pestini 1823), von den Blindschleichen desselben Landes sagt: „aures sub cute latentes“.

So weit LEYDIG.

E. SCHREIBER¹⁾ sagt p. 339: „Die Ohröffnung ist äusserst verschieden, indem sie theils vollkommen von der Körperhaut überzogen oder als sehr kleine, kaum merkbare Ritze etwa in Kopflänge hinter der Mundspalte unter einer Schuppe verborgen, manchmal aber auch wieder vollkommen nach aussen geöffnet und sehr gut sichtbar ist. Auf derartige Stücke, die sich übrigens sonst in gar nichts von der Stammform unterscheiden, gründete FITZINGER seine Gattung „*Otophis*“, und p. 343: „auch sind es namentlich derartige Stücke [d. i. einer Farbenvarietät], bei denen eine äussere Ohröffnung sehr gut sichtbar ist, obwohl letztere Eigenschaft auch mit den gewöhnlichen Zeichnungen verbunden sein kann, wie ich mich durch wiederholte Untersuchungen überzeugt habe. Solche Exemplare — von einigen Autoren unter dem Namen *Otophis eryx* auch als eigene Art unterschieden — scheinen vorzugsweise im Osten Europas vorzukommen, da ich ein derartiges Verhalten vorzugsweise an ungarischen, noch häufiger aber an süd-russischen Stücken beobachtete.“

Bei BOULENGER²⁾ lautet es in der Diagnose von *Anguis fragilis*: „Ear opening minute, usually hidden.“

Hieraus geht bestimmt hervor, dass es Exemplare von *Anguis* giebt, welchen eine deutliche äussere Gehöröffnung zukommt. Die westeuropäischen Exemplare sind im Begriff, diese zu verlieren. Es erscheint überflüssig, die Meinung weiterer Herpetologen zu citiren.

Ich selbst fand Folgendes: Der Depressor mandibulae reicht so weit nach vorn, dass seine vordersten Fasern der äussern Kante des Quadratus aufliegen. Im Uebrigen giebt es nur sehr geringe Unterschiede von dem von *Ophisaurus apus* beschriebenen Bau dieser Gegend. Der Depressor mandibulae zeigt eine tiefe Portion, und das Quadratum trägt dorsal eine hyalinknorpelige, ventralwärts gebogene

1) Herpetologia europaea, Braunschweig 1875.

2) Catalogue of Lizards in the British Museum N. H., 1885, V. 2, p. 298.

Platte, die deutlich gegen den Knochen abgegrenzt ist (siehe Fig. 51 von *Ophisaurus*). Auf Querschnitten sah ich, dass die äussere Gehörhöhle durch einen sehr engen Canal, der zwischen Quadratum und Depressor mandibulae hindurch zieht, an der Basis einer Schuppe mit einer für das unbewaffnete Auge nicht sichtbaren äussern Gehöröffnung ausmündet. Unter der Lupe konnte ich diese Einsenkung der Haut als deutlichen Bindegewebsstrang mit Messer und Pincette herauspräpariren und von der Haut zwischen Quadratum und M. depressor mandibulae hindurch bis in das Bindegewebe zwischen diesem Muskel und der Paukenhöhle verfolgen. Die Höhle liegt medial von der tiefen Portion des Depressor mandibulae; vorn unten reicht sie lateral bis nahe an die Innenfläche der oberflächlichen Portion dieses Muskels. Medial bleibt sie durch eine deutliche, aber nicht dicke Schicht Bindegewebes von der Schleimhaut der Paukenhöhle getrennt; dies ist das Trommelfell, das bei *Anguis* aber nicht membranös ist. Die äussere Gehörhöhle reicht dorsalwärts nur bis zur halben Höhe des Quadratoms, nicht zwischen dieses und seinen knorpligen Anhang hinauf; auch ventral reicht sie lange nicht bis zum untern Ende dieses Knochens; sie liegt nach vorn von und mehr ventral als der Insertionstheil der Extracolumella. Ihr Corium ist dünn und ohne Verknöcherungen; ihre Epidermis ist als ein deutliches, mehrschichtiges Epithel, auch auf dem Trommelfell entwickelt. Der übrige Raum zwischen Innenfläche der Halsmuskeln und der Schleimhaut der Paukenhöhle wird von spärlichem, maschigem Bindegewebe ausgefüllt.

Die Paukenhöhle communicirt mit der Rachenhöhle durch eine ziemlich geräumige Oeffnung; von der Ventralseite wird sie zwar ganz von dem weit caudalwärts reichenden M. pterygoideus verdeckt, aber dieser Muskel liegt etwa 1 mm ventralwärts vom Schädel und von den Nackenmuskeln, so dass zwischen ihnen eine im vordern Theil medialwärts, hinten mehr caudalwärts schauende Oeffnung übrig bleibt (Fig. 52). Sie kommt hinten dadurch zu Stande, dass eine hintere Paukenhöhlenwand fehlt, wie wir das auch bei *Ophisaurus* fanden. Der Unterschied von dieser Art rührt von der geringern Entwicklung des weniger weit dorsalwärts reichenden M. pterygoideus bei *Anguis* her. Die Paukenhöhle ist geräumiger als bei *Ophisaurus apus*; das Quadratum und das Os pterygoideum liegen weiter lateral vom Schädel, was mit der grössern Breite des Kopfs von *Anguis* zusammenhängt. Die Höhle reicht lateral bis an die äussere, das Trommelfell repräsentirende Bindegewebsschicht, welche sie von der reducirten äussern Gehörhöhle trennt, dabei dehnt sie sich noch etwas

lateral von dem Körper des Quadratus bis hinter dessen laterale Lamelle aus. Die Paukenhöhle reicht ebenso weit lateral wie die von *Ophisaurus* und ist demnach gar nicht rückgebildet. Das Gehörknöchelchen liegt demgemäss vollständig in der Paukenhöhle in einer Falte ihrer Schleimhaut. Nur der dorsale Theil der Paukenhöhle hat eine hintere Wand dort, wo dieselbe von der Vorderfläche des Processus paroticus und von der dorsalen Rachenhöhlenwand, die sich ventralwärts vorwölbt, gebildet wird.

Weitere Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten habe ich an den Wandungen der Paukenhöhle nicht gefunden.

LEYDIG hat bereits (1872) eine genaue Beschreibung der Columella auris gegeben. Der Stapes ist kurz, mit grosser Fussplatte, die stark trichterförmig ausgehöhlt ist (Fig. 53). In der Mitte dieser dem Labyrinth zugekehrten Aushöhlung mündet der Markraum des Stapes; ein Gefäss habe ich dort aber nicht austreten sehen. Ueber der Fussplatte geht vom Markraum ein Canal nach vorn, durch den ein Gefäss eintritt. Woher es kommt und ob es eine Arterie oder eine Vene ist, konnte ich nicht ermitteln.

Ein Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella fehlt; auch auf einer Serie von Querschnitten fand ich zwischen Stapes und Stiel der Extracolumella keine Gelenkspalte. An der Extracolumella fand sich zwischen Stiel und Insertionstheil eine Trennung, also dort, wo bei *Ophisaurus* die Extracolumella stark abgeplattet ist.

Ein Processus longus und Processus accessorii fehlen. Die Sehne entspringt vom Processus paroticus und liegt der Extracolumella, so weit sie im Trommelfell liegt, überall auf.

Die Chorda tympani verläuft dorsalwärts von der Sehne der Extracolumella, also wie bei *Ophisaurus*. Der N. glossopharyngeus tritt aus durch den Recessus scalae tympani und dessen äussere Oeffnung (For. jugulare externum).

Die Arteria facialis zieht caudalwärts und dorsalwärts von der Columella auris durch die Paukenhöhle.

Eine durch das Foramen jugulare externum und den Recessus scalae tympani ziehende Vene fehlt, wie meine Schnittserie unumstösslich beweist.

Fam. *Helodermatidae*.

20. *Heloderma suspectum* COPE.

Dieser Art kommt eine äussere Gehörhöhle zu, deren äussere Oeffnung sehr lang oval ist und mit der Längsaxe beinahe vertical,

etwas von hinten und dorsal nach vorn und ventral verläuft. Sie wurde bereits von BOULENGER¹⁾ und SHUFELDT²⁾ beschrieben. An dem untersuchten Exemplar, dessen Gesamtlänge 46 cm betrug und dessen Kopf 6,4 cm lang und 3 cm hoch war, misst die Ohröffnung 9 mm auf 3 mm. Am vordern unbeweglichen Rande liegen grosse, am hintern nur sehr kleine Hautverknöcherungen, wodurch letzterer ziemlich bewegbar bleibt. Bei meinem Exemplar war die Oeffnung nicht ganz verschlossen; SHUFELDT giebt aber an, dass man das Trommelfell nur sehen könne, wenn man die Ränder der Ohröffnung von einander abhebe, woraus ich ableite, dass er die Oeffnung ganz verschlossen fand.

Präparirt man die Haut ab, so findet man im hintern Rande der Ohröffnung oberflächlich den Sphincter colli. Medial von ihm liegen zwei weitere Muskeln, die zusammen die hintere Wand der äussern Gehörhöhle bilden und beide zum Depressor mandibulae gehören. Der Sphincter colli ist stark entwickelt und entspringt von der dorsalen Fascie und mit den vordersten Fasern von der Haut, wo diese sich zur Bekleidung der äussern Gehörhöhle nach innen biegt. Vom Occipitale oder von Knochen des Schädels entspringt der Muskel nicht. (SHUFELDT, der diesen Muskel als einen Theil seines Mylohyoideus posterior aufführt, giebt auch letztern Ursprung an.) Die Fasern von der Haut am hintern Rande der äussern Gehöröffnung dienen nicht zu ihrer Erweiterung; denn einmal wirken sie nur zusammen mit dem ganzen übrigen Sphincter colli, von dem man sie nicht trennen kann, ferner ist die Haut, von der sie entspringen, weit weniger beweglich als die Kehlgegend, endlich ist ihr ventralwärts und etwas nach vorn gerichteter Verlauf ungefähr parallel der Längsrichtung der Gehörspalte, also dafür sehr ungünstig.

Der Muskel, der medial vom Sphincter colli liegt, wird von SHUFELDT als Neuro-mandibularis aufgeführt. Er inserirt sich nach ihm am hintern Ende des Unterkiefers, was aber nicht richtig ist, da er lateral über das Unterkieferende bis zum M. pterygoideus zieht und dort in eine Sehne übergeht, die sich, direct unter der Haut nach vorn verlaufend, am Unterkiefer inserirt.

Diese Insertion zeigt, dass wir hier den Muskel C₂ md superficialis von RUGE vor uns haben, also die oberflächliche Portion des

1) Catalogue of Lizards in the British Museum N. H., V. 2, 1885.

2) Contributions to the study of *Heloderma suspectum*, in: Proc. zool. Soc. London, 1890.

Depressor mandibulae. Sie entspringt von der dorsalen Fascie und mit ihren vordersten Fasern vom Parietale.

Der medialste Muskel entspringt gleichfalls vom Parietale und der dorsalen Fascie, nach innen unten von dem vorhergehenden Muskel, in einer Breite von $8\frac{1}{2}$ mm; er bildet einen runden Muskelbauch und inserirt sich am hintern obern Ende des Unterkiefers. Es ist die Hauptportion des Depressor mandibulae, C_2 md profundus von RUGE. SHUFELDT nennt ihn „digastric“. Mit diesem Muskel der Geckoniden kann man ihn nicht vergleichen, nur mit ihrem Depressor mandibulae.

Wir finden hier also eine Verschiebung der oberflächlichen Portion des Depressor mandibulae auswärts von der Hauptportion nach vorn bis an die caudale Wand der äussern Gehörhöhle.

Dorsal vom Trommelfell liegt ein schmaler, knorpliger Saum des Quadratus. Vorn dehnt sich das Quadratum $1\frac{3}{4}$ mm lateral vom Trommelfell aus. Eine ventrale Wand der äussern Gehörhöhle fällt weg, sobald die Haut abpräparirt ist. Das Trommelfell kommt dadurch oberflächlich zu liegen. Die Wandbildung durch Knochen und Muskeln ist also eine sehr unvollkommene, und in der That wird die Höhle beinahe vollständig von der Haut gebildet. Diese überwölbt das Trommelfell von vorn und von oben her sehr beträchtlich, dorsal mehr als ventral. In der Haut liegen nämlich sehr dicke Knochentuberkel, welche, wie bei *Zonurus*, diese vordere, $2\frac{1}{2}$ mm dicke Hautfalte sehr steif machen.

Die hintere Wand, welche die Gehörhöhle auch nach aussen bedeutend begrenzt, wird von dem schon beschriebenen Depressor mandibulae und Sphincter colli und der dort ziemlich dünnen Haut gebildet, welche sich zusammen als eine dicke Falte über den hintern Theil des Trommelfells legen.

Das Trommelfell liegt am hintern Rande $6\frac{1}{2}$, am vordern $4\frac{1}{2}$ mm tiefer als die Haut um die äussere Gehöröffnung. Es ist 9 mm hoch und 6 mm breit, also gleich hoch, aber doppelt so breit wie die Oeffnung. Sein Umriss bildet ein etwa viereckiges Oval. Die Insertion der Extracolumella ist deutlich, ragt aber nur wenig über das Trommelfell vor; sie geht von dem dorsocaudalen Rand desselben zu dessen Mitte und wölbt es nur sehr wenig nach aussen. Das Trommelfell inserirt sich vorn am Quadratum, ungefähr $1\frac{1}{2}$ mm medialwärts von dessen lateralem Rande, dorsal an genanntem Knochen medialwärts von dessen knorpligem Saum, ventral mittels Bindegewebe an dem Unterkiefer, caudal auf der Hauptportion des Depressor mandibulae. Da die Haut der äussern Gehörhöhle dort noch sehr dick ist,

ist diese letztere Insertion eine nur wenig bewegliche. Die Schleimhaut des Oesophagus, welche vom hintern Rande des Trommelfells in derselben Ebene weiter caudalwärts geht, macht diese Insertion auch etwas fester.

Die Paukenhöhle ist ein Recessus der Rachenhöhle, der in weiter Communication mit ihr bleibt.

SHUFELDT¹⁾ beschreibt sie, wie folgt: „Both the passage of the Eustachian tube and the cavity of the middle ear are capacious. The middle ear is partially divided into two cavities by the inner edge of the quadrate bone.“

Ventralwärts wird die Paukenhöhle ganz durch den mächtigen *M. pterygoideus* begrenzt; dorsal vom hintern und medialen Rande dieses Muskels bleibt aber eine weite Communication mit der Rachenhöhle, die durch das grosse Tuberculum spheno-occipitale unvollkommen in einen vordern, medialwärts, und einen hintern, caudalwärts sehenden Abschnitt getrennt wird. Eine hintere Wand fehlt der Paukenhöhle beinahe vollständig, eine mediale wird nur dorsal gebildet und zwar wie immer von der seitlichen Schädelwand.

Die vordere Wand steht so schräg von vorn nach hinten und aussen, dass sie den vordern Theil der Paukenhöhle auch lateral begrenzt. Sie bildet einen Winkel von etwa 60° mit der Medianlinie des Thiers und steht gleichzeitig stark schräg von unten vorn nach hinten dorsal, wodurch sie auch eine dorsale Wand für die Paukenhöhle bilden hilft. Der Körper des Quadratus springt von dieser Wand sehr stark caudalwärts vor und theilt die Paukenhöhle unvollkommen in einen äussern und innern Abschnitt. Auch SHUFELDT hat dies bemerkt. Die dorsale Wand wird nach hinten ergänzt durch den Processus paroticus und durch die laterale Verlängerung des Prooticums auf dessen Vorderfläche. Caudalwärts davon und etwas mehr ventral folgt die dorsale Wand der Rachenhöhle.

Die 2 mm hohe Schleimhautfalte, in der die *Columella auris* liegt, erhebt sich vom Processus paroticus und dem Prooticum und zieht ventralwärts und nach vorn.

Stapes und Extracolumella sind durch ein Gelenk verbunden. Der Stapes trägt auf seinem lateralen Ende eine knorplige Epiphyse und ist dort etwas verbreitert; seine Gelenkfläche ist schwach concav, die der Extracolumella convex. Die Gelenkspalte steht senkrecht zur Längsaxe der *Columella auris*.

1) l. c. p. 209.

Der Stapes ist ein in seiner Mitte schwach caudalwärts gebogener, dünner Knochenstab von $7\frac{1}{2}$ mm Länge und in der Mitte mit einem Durchmesser von nur 0,4 mm. Medialwärts allmählich dicker werdend, liegt sein verdicktes Ende, mit einem 1 mm langen horizontalen und einem 0,6 mm langen verticalen Durchmesser, in der Fenestra utricularis. Eine deutliche Fussplatte fehlt demnach. Sein Markraum mündet auf der ventralen Fläche durch ein seinem medialen Ende sehr nahes Loch aus.

Die Basis ist etwas ausgehöhlt und hat einen knorpligen Saum.

Die Extracolumella (Fig. 54) misst vom Gelenk bis zum Trommelfell $4\frac{1}{2}$ mm, vom Ende der Pars superior bis zu dem der Pars inferior 4 mm, wovon $1\frac{1}{2}$ auf erstern, $2\frac{1}{2}$ auf letztern Theil kommen. Der Processus internus ist dünn und rund, 2 mm lang; er setzt sich, sehnig geworden, auf das Quadratum ventralwärts fort bis nahe an die Pterygo-Quadrat-Verbindung; er geht quer vom Stiel der Extracolumella ab. Die Processus accessorii sind schwach, aber doch deutlich und entspringen von der Basis der Pars superior.

Die Sehne der Extracolumella liegt im Trommelfell dem Insertionstheil überall auf; zwischen beiden besteht keine nur von der Schleimhaut verschlossene Lücke, wie wir sie z. B. von *Iguana* beschrieben haben. Sie entspringt von einem Knorpelstück, das auf dem lateralen Ende des Processus paroticus liegt. Die deutliche, knorplige Epiphyse des Quadratus ist gegen diesen Paroccipitalknorpel vollständig abgegrenzt. Letzterer Knorpel liegt nicht nur aussen auf dem Paroccipitale, sondern biegt sich ventral auch auf dessen Unterfläche; von dieser Stelle geht die Sehne ab. Dorsal ist der Knorpel nur eine Epiphyse des Processus paroccipitalis.

Von den Nerven ist nichts Abweichendes zu erwähnen. Den Ramus recurrens nervi trigemini ad nervum facialem konnte ich deutlich verfolgen; er tritt aus der Paukenhöhle nach innen von der Verbindung des Quadratus mit dem Schädel, nach vorn vom Processus paroticus.

Die Chorda tympani geht dorsalwärts von der Sehne der Extracolumella, zwischen dieser und dem Knorpel auf dem Processus paroticus hindurch. Die Carotis interna verläuft ventralwärts, die Arteria facialis dorsalwärts von der Columella auris.

Venen wurden nicht präparirt.

*Varanidae.***21. *Varanus niloticus* L.**

Das oberflächliche, nicht durch Falten geschützte Trommelfell ist oval, mit verticaler Längsaxe. Der Rahmen, in dem es ausgespannt ist, wird vorn und dorsal vom lateralen Rande des Quadratum, ventral vom Unterkiefer, caudal von der Hauptportion des Depressor mandibulae umrandet. Der caudale Rand des Trommelfells ist beweglich, indem die Haut, in welche es dort übergeht, auf dem unterliegenden Depressor mandibulae in beträchtlichem Maasse verschiebbar ist.

Die deutliche, wenn auch flache Insertion der Extracolumella am Trommelfell wölbt dieses sehr flach kegelförmig nach aussen; es ist ziemlich durchscheinend, aber dabei doch derb und sehr resistent.

Die Mm. pterygoidei sind zwar stark, sie liegen aber so weit ventral und lateral von der Schädelbasis, dass der innere Theil der Paukenhöhle nach unten und medialwärts nicht gegen die Rachenhöhle abgegrenzt wird (Fig. 55).

Die sehr dicke Hauptportion des Depressor mandibulae bildet lateralwärts eine beträchtliche, hintere Wand für die Paukenhöhle; sie ist von innen nach aussen viel dicker als bei allen andern bereits beschriebenen Arten. Medialwärts von ihr fehlt aber eine hintere Wand; und dort ist die Paukenhöhle dorsal vom hintern, medialen Ende des M. pterygoideus ganz offen.

Nach vorn, dorsalwärts und theilweise auch lateralwärts wird die Paukenhöhle begrenzt durch das Suspensorium des Unterkiefers und dessen Musculatur (Fig. 55). Das hintere Ende des Os pterygoideum ragt ziemlich weit in die Paukenhöhle vor, ebenso der Körper des Quadratum. Die laterale Leiste auf dem letztern Knochen ist dick und hoch und bildet eine nach hinten und lateralwärts concave Muschel, zwischen welcher und dem Trommelfell ein Nebenraum der Paukenhöhle liegt. Der M. protractor pterygoidei ist stark.

Von der Crista prootica ist nur die Mitte, über dem Loch des Nervus facialis, erhalten; nach hinten und vorn davon ist dieselbe nur angedeutet. Der Antheil des M. temporalis an der dorsalen und vordern Begrenzung der Paukenhöhle ist denn auch ein sehr beträchtlicher.

Nach vorn dehnt die Paukenhöhle sich aus bis zu dem von innen nach aussen und etwas ventralwärts gerichteten Processus pterygoideus des Basisphenoideums.

Da das sehr niedrige Tuberculum sphenoccipitale weit nach vorn liegt, bildet die sich daran inserirende Portion des Complexus minor und der Rectus capitis anticus major den hintern ventralen Theil der medialen Paukenhöhlenwand.

Vom Tuberculum sphenoccipitale bis zum Processus paroticus ist die Seitenfläche des Pleurooccipitale lateralwärts zu einer einige Millimeter hohen Knochenleiste ausgezogen, welche, nach hinten von der Fenestra utricularis und von dem Foramen jugulare liegend, einen innern hintern Bezirk der Paukenhöhle caudalwärts und ventralwärts begrenzt. Und da dorsalwärts davon der breite Processus paroticus liegt, wird ein innerer Abschnitt der Paukenhöhle um das mediale Ende des Stapes deutlich gegen den übrigen Theil desselben abgegrenzt. Die Fenestra utricularis liegt dorsal von dem sehr geräumigen Eingang des Recessus scalae tympani und etwas vor ihm, nur durch eine sehr schmale Knochenbrücke von ihm getrennt. Die Schleimhaut der Paukenhöhle setzt sich ohne Vertiefung über dieses letztere Loch fort.

Die Columella auris besteht aus einem knöchernen Stapes und einer hyalinknorpeligen Extracolumella, die durch ein Gelenk verbunden sind. Sie liegt in einer 2 mm hohen Schleimhautfalte, die vom Processus paroticus abgeht. Die Richtung der Columella ist horizontal von innen vorn nach aussen hinten. Der Stapes ist ein gerader, dünner Stab, welcher mit einer kleinen Fussplatte endet, lateral schräg abgestutzt ist, mit einem Knorpelüberzug als Gelenkfläche für die Extracolumella. Diese Fläche schaut nach vorn und ventralwärts und bildet einen Winkel von etwa 25° mit der Längsaxe des Stapes; sie ist langoval, in dorsoventraler Richtung sehr schwach convex, in ihrer Längsrichtung plan.

Die Extracolumella hat einen dicken, runden Stiel, der am medialen Ende die schwach concave, dorsalwärts schauende Gelenkfläche trägt, an deren dorsalem Rande sich eine niedrige Leiste erhebt (Fig. 56). Medialwärts setzt der Stiel sich fort in den runden Processus internus, der, immer dünner werdend, sich nach vorn und ventralwärts umbiegt und auf dem Quadratum endet.

Lateral gehen vom Stiel zwei Fortsätze ab, die mit ihren Enden im Trommelfell liegen, der eine in der Mitte des Trommelfells, der andere am dorsocaudalen Rande desselben an der Stelle, wo das Quadratum mit dem Processus paroticus verbunden ist. Es sind die Pars inferior und superior des Insertionstheils der Extracolumella. Processus accessorii fehlen. Die Sehne geht vom Ende der Pars inferior im Trommelfell zur Pars superior und bildet mit dieser die

Seiten eines nicht sehr niedrigen Dreiecks. Darauf geht die Sehne medialwärts und inserirt sich an einem Knorpelstreifen, der zwischen Quadratum und Unterfläche des Processus paroticus liegt und der lateralwärts in eine beträchtliche Knorpelscheibe auf dem Processus paroticus übergeht.

Von den Nerven hat FISCHER ¹⁾ eine genaue Darstellung gegeben, wobei er aber mehr *Varanus bengalensis* als *Varanus niloticus* zum Gegenstand der Beschreibung und Abbildung gewählt hat. Die Chorda tympani ist bei *Varanus niloticus* ein unverzweigter Ast des hintern Hauptstammes des Facialis und giebt nicht bald darauf, wie FISCHER dies von *V. bengalensis* beschrieben und abgebildet hat (p. 36, tab. 2, fig. 2 α und β), einen Ast ab, der zum Facialis zurückgeht. Die Chorda geht dorsal über der Extracolumella und ventral von deren Sehne und dann lateral von deren Processus internus längs dem Quadratum ventralwärts; sie bildet mit dem Facialis eine Schlinge um diesen Fortsatz.

Im Uebrigen habe ich nichts gefunden, was von dem Verlauf bei andern Lacertiliern abwich, und kann mich der FISCHER'schen Beschreibung vollständig anschliessen.

Die Nerven verlaufen alle direct unter der Schleimhaut der Paukenhöhle, wo sie den Knochen aufliegen, nicht in besondern Rinnen oder Canälen.

Von den Arterien giebt H. RATHKE ²⁾ eine Beschreibung, der ich mich vollständig anschliessen kann.

Die Arteria facialis geht dorsal über dem Stapes hin und tritt medial vom Quadratum-Schädelgelenk, lateral von einem starken, sehnigen Bindegewebsstrang, der vom Quadratum zum Prooticum zieht und genanntes Gelenk verstärkt, aus der Paukenhöhle. Von hinten nach vorn giebt sie drei Seitenzweige ab: a) ein kleines Aestchen zum dorsalen Theil der Hauptportion des Depressor mandibulae; b) ein noch viel zarteres an die Schleimhautfalte der Columella auris, das ich bis sehr nahe an die Extracolumella verfolgen konnte; c) ganz dorsal einen sehr dicken Ast, der nach innen vom Quadratum auf der vordern Paukenhöhlenwand ventralwärts zieht, darauf dorsal vom M. pterygo-sphenoidalis posterior in die Temporalgrube tritt, einen Seitenzweig zum M. temporalis abgiebt und selbst als Ramus dentalis

1) Die Gehirnnerven der Saurier, 1852.

2) Untersuchungen über die Aortenwurzeln etc. der Saurier, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 13, Abth. 2, 1857.

inferior im Unterkiefer nach vorn geht. Die Carotis interna entsendet, bevor sie die Arteria facialis abgiebt, noch einen Ast, der hinter die Hauptportion des Depressor mandibulae ventralwärts zieht und ein Aestchen an den ventralen Theil dieses Muskels abgiebt, sich darauf in dem M. pterygoideus verzweigt und auch die Paukenhöhlenschleimhaut auf diesem Muskel versorgt. Zwischen diesen ventralen Ast und die Arteria facialis giebt die Carotis noch 3 dorsale Aeste ab, die in die Nackenmuskeln treten und der grösste vordere Ast in die Schädelhöhle und den Rückenmarkscanal. Der vorderste entspringt in der Paukenhöhle (RATHKE erwähnt ihn auch). Die Carotis interna verläuft ventral von der Columella auris auf der medialen Paukenhöhlenwand nach vorn wie bei den übrigen untersuchten Lacertiliern.

Venen wurden nicht präparirt.

22. *Varanus salvator* LAUR.

Von dieser Art untersuchte ich ein junges Exemplar, dessen Kopf nur 36 mm lang war, auf den Knorpelanhang des Processus paroticus. Dieser hyaline Knorpel bildete namentlich ventral ein sehr dickes Stück, das caudal etwas ausgezogen und hier die Ursprungsfläche für die lateralsten Fasern des Capiti-cleido-episternalis bildete. Längs des vordern ventralen Randes des Processus paroticus verlief medialwärts ein Fortsatz des Knorpels, von dem die Sehne der Extracolumella abging. Gegenüber dem vollständig knorpeligen Saum des Quadratum war dieses Stück überall bestimmt abgegrenzt. Beziehungen des dorsalen Endes des Zungenbeinbogens zum Schädel waren nicht vorhanden.

Die Columella auris hatte, wie bei *Varanus niloticus*, ein Gelenk, das sehr schräg zu ihrer Längsaxe stand. Ein deutlicher Processus accessorius posterior ging von der Basis der Pars superior ab.

Die Chorda tympani verlief wie bei *Varanus niloticus*. Auch die allgemeinen Verhältnisse der Paukenhöhle waren in der Hauptsache die gleichen wie bei der vorhergehenden Art.

Fam. Teiidae.

23. *Tupinambis nigropunctatus* SPIX.

Das oberflächliche Trommelfell entbehrt jeder Schutzvorrichtung; wohl springt die Halswand caudal und ventral von ihm etwas vor, aber zur Bildung einer überwölbenden Falte kommt es nicht. Der Hinterrand des Trommelfells kommt dadurch so tief zu

liegen, dass er sich auf der ziemlich breiten Vorderfläche des Depressor mandibulae so weit wie möglich medialwärts verschoben hat. Dadurch schaut auch das Trommelfell etwas caudalwärts. Hinter der Hauptportion des Depressor mandibulae bildet die Rachenhöhle eine geräumige, laterale Aussackung.

Das Trommelfell ist oval, in seiner dorsalen Partie etwas breiter als in der ventralen. Seine schräge Längsaxe ist mit dem ventralen Ende nach hinten gerichtet. Es ist ziemlich dick, trotzdem durchscheinend, mit deutlicher, opaker Insertion der Extracolumella, die es beträchtlich nach aussen vorwölbt. Das sehnige Bindegewebsbündel in seinem hintern Rande geht vom Processus paroticus bis zum hintern Ende des Unterkiefers, ist ventral aber weniger scharf und fasert sich dort etwas aus. Der dorsale und der vordere Rand des Trommelfells heften sich an die laterale Kante des Quadratum; ventral geht es etwas dorsal vom Unterkiefer in die Haut über. Da die Haut sehr dick und steif ist, ist der ganze Rand des Trommelfells so gut wie unbeweglich.

Die Paukenhöhle ist gegen die Mundhöhle nicht deutlich abgegrenzt. Eine hintere Wand fehlt ihr ganz; ventralwärts wird sie vollkommen von dem starken *M. pterygoideus* begrenzt, medialwärts bleibt aber nach oben von diesem Muskel und ventralwärts von der Seitenfläche des Schädels eine verticale, etwas ventralwärts schauende, etwa 2 mm hohe Spalte, wodurch auch dort Paukenhöhle und Rachenhöhle in weiter Communication mit einander stehen. Durch das Tuberculum sphenoo-ccipitale wird letztere in ihrer Mitte etwas verengt.

Das Prooticum hat eine sehr hohe Leiste, welche hinten eine dorsale, vorn eine vordere Wand für die Paukenhöhle bilden hilft. Der Körper des Quadratum springt stark caudalwärts und ventralwärts in die Paukenhöhle vor; seine laterale Leiste geht sehr schräg, mehr nach vorn als lateralwärts. Eine innere Leiste ist nur angedeutet, und medial davon hat der *M. temporalis* einen beträchtlichen Antheil an der dorsalen und vordern Begrenzung der Paukenhöhle.

Die Fenestra utricularis und das Foramen jugulare externum liegen nicht in einem gemeinsamen, gegen das übrige Cavum tympani abgegrenzten Recessus der seitlichen Schädelwand. Die beiden Löcher werden durch eine schmale Knochenbrücke getrennt, und das lang elliptische For. jugulare liegt caudalwärts von der runden Fenestra utricularis und reicht viel weiter ventral als diese (Fig. 57).

Stapes und Extracolumella sind durch vollständig ebene Gelenkflächen, die senkrecht zu ihren Längsaxen stehen, verbunden. Da die

Gelenkkapsel sehr stark und straff ist, sind Bewegungen im Gelenk unmöglich.

Der Stapes ist etwas länger als der Stiel der Extracolumella (Fig. 58), aber letztere hat mit ihren Fortsätzen ein grösseres Volumen als jenes. Die Schleimhautfalte, in der beide liegen, geht vom Processus paroticus ab. Der Stapes ist ein von vorn nach hinten abgeplattetes Stäbchen, medial mit einer sehr kleinen, runden Fussplatte, lateral verbreitert und mit einer ovalen, flachen, überknorpelten Gelenkfläche. Er ist nicht durchbohrt (Fig. 58).

Die Extracolumella hat einen in der Längsrichtung ihres Insertionstheils sehr stark abgeflachten, beinahe bandförmigen Stiel, der sich dadurch in der Ebene des Insertionstheils sehr leicht biegt und dann durch seine eigene Elasticität wieder streckt. Medialwärts zeigt er eine sehr dünne, biegsame Stelle, dann wird er dicker, rund und bildet die Gelenkfläche für den Stapes; hier trägt er einen sehr kleinen Processus internus (Fig. 58). Der Insertionstheil ist ein quer auf dem Stiele sitzender Knorpelbalken, dessen Pars superior und inferior gleich lang sind; Processus accessorii fehlen. Die Sehne liegt ihm lateral überall auf und geht dann von der Pars superior medialwärts und inserirt sich an einem Knorpelstück, das sich als eine mediale Verlängerung des Knorpels auf den Processus paroticus, längs der vordern Fläche dieses Fortsatzes erweist.

Der Zungenbeinbogen heftet sich nicht an den Schädel. Der vierte Visceralbogen reicht mit seinem dorsalen Ende weit nach vorn bis auf die seitliche Schädelwand und endet caudalwärts von der Fenestra utricularis, dorsalwärts vom Foramen jugulare (Fig. 57) und etwas nach vorn von diesem; er liegt dort unmittelbar unter der Schleimhaut in der Paukenhöhle.

Der Ramus palatinus des Nervus facialis verläuft in einem Halbcanal auf dem Prooticum. Die Chorda tympani geht zwischen Processus paroticus und der Sehne der Extracolumella hindurch und dann auf dem Quadratum, lateral vom Processus internus, ventralwärts zum Unterkiefer. Der Ramus recurrens nervi trigemini ad nervum facialem cum glossopharyngeo liegt wie immer caudal von der Columella auris, wie dies auch FISCHER von allen von ihm untersuchten Lacertiliern aufführt.

Der Glossopharyngeus tritt aus dem Schädel durch den Recessus scalae tympani und das Foramen jugulare externum. Auch im Uebrigen zeigen die Nerven denselben Verlauf wie bei *Iguana* und andern Lacertiliern.

Die Arteria facialis bleibt dorsal und caudal von der Columella auris und tritt nach innen vom Quadratum-Schädel-Gelenk in die Temporalgrube. Vom Verlauf der Arterien bei *Iguana* Abweichendes fand ich nicht. Die Vena jugularis gelangt längs der dorsalen Oesophaguswand, ventral vom Processus paroticus, an die Paukenhöhle, zieht darauf als Vena lateralis capitis längs deren dorsaler und vorderer Wand, dorsal von der Columella auris, nach vorn, medial und ventral, um endlich dorsal vom Processus pterygoideus des Basisphenoideum aus ihr in die Palatingegend überzugehen. Einen durch das Foramen jugulare HASSE's und durch den Recessus scalae tympani aus dem Schädel tretenden Ast habe ich nicht gefunden. Auch an einem mit Karminlösung injicirten Kopf waren von der Injectionsflüssigkeit keine Spuren im Recessus scalae tympani zu finden. Das venöse Blut des Gehirns wird, wie bei *Iguana*, abgeführt durch das Foramen magnum und dann zwischen Occipitale und Atlasbogen hindurch zur Jugularis.

Fam. *Lacertidae*.

24. *Lacerta ocellata* DAUD.

Das Trommelfell liegt mit seinem vordern Rand etwa 1 mm, mit seinem hintern $2-2\frac{1}{2}$ mm tiefer als die Aussenfläche der Haut; ventral ist es nur 1 mm tief eingesunken, dorsal und hinten weit tiefer.

Ueber den Hinterrand des Trommelfells legt sich eine dicke Falte, die das hintere Drittel des Trommelfells überdeckt, demselben eng anliegend. In viel geringerem Maasse geschieht solches auch am Vorderrande. Trotzdem ist diese Einsenkung des Trommelfells zu wenig tief und zu unbestimmt, als dass man von einer äussern Gehörhöhle sprechen könnte; doch wird seine freie Fläche durch diese Falten bis auf die Hälfte verringert.

Die Membrana tympani ist eiförmig, mit schmalerm ventralen Ende; sie ist braun, durchscheinend, mit deutlicher, opaker Insertion der Extracolumella, welche von der Mitte der Membran dorsal und noch mehr caudal bis zu ihrem Rande reicht und sie bedeutend lateralwärts vorwölbt.

Von der Paukenhöhle haben verschiedene Autoren schon eine Beschreibung gegeben. LEYDIG¹⁾ sagt darüber p. 86 von *Lacerta*: „Hier bleibt es immer von Bedeutung, sich leicht überzeugen zu können, dass der Paukenraum nur eine Ausbuchtung der Rachenhöhle, um den

1) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872.

dickbauchigen Musculus pterygoideus externus herum, nach hinten und oben vorstellt. . . . An Längsschnitten des Kopfes kann man von der Rachenhöhle her das Trommelfell in ganzem Umfang sehen. Ja bei der *L. muralis* var. *campestris* BETTA vermag man sogar, da hier das Trommelfell eine überaus zarte und helle Beschaffenheit hat, am unverletzten lebenden Thier, welches man nur gegen das Licht zu halten braucht, von dem einen Trommelfell quer hindurch zum andern zu sehen; was eben nur dadurch möglich wird, dass die Paukenhöhle einfach ein Nebenraum der Rachenhöhle ist. Und deshalb kann man aber auch nicht in strengerem Sinne von einer Eustachischen „Röhre“ sprechen, da es sich um eine weite Communication zwischen der Rachenhöhle und ihrer zur Paukenhöhle gewordenen Ausbuchtung handelt.“

Auch COMPARETTI¹⁾, WINDISCHMANN²⁾ und CUVIER³⁾ haben die Weite der Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle hervorgehoben, und neuerdings wird diese auch noch von IWANZOFF⁴⁾ betont. In der That ist die Communication eine ziemlich weite und dehnt sich dorsal vom innern und caudalen Rande des M. pterygoideus, ventral von der Schädelbasis, den ventralen Nackenmuskeln und dem Processus paroticus aus. Der vordere Theil ist nur eine schmale, ventral und medial schauende, horizontale Spalte; der hintere, caudal schauende Theil ist viel höher und reicht lateral bis zum hintern Rande des Trommelfells, da eine hintere Wand der Paukenhöhle fehlt. Der ventrale Verschluss der letztern seitens des M. pterygoideus ist vollkommen.

Die Labyrinthregion des Schädels reicht so weit ventral, dass die beiden Paukenhöhlen ihm seitlich vollständig angelagert sind und man dadurch bei *L. ocellata* nicht durch die beiden Trommelfelle hindurch schauen kann wie bei *L. muralis* var. *campestris* (LEYDIG).

Weiter habe ich an den Wandungen der Paukenhöhle nichts Bemerkenswerthes gefunden.

Das Gelenk zwischen den beiden Abschnitten der Columella auris ist nicht deutlich; doch fand ich eine Discontinuität zwischen einer kleinen medialen Knorpelscheibe auf dem Stapes und dem

1) Observationes anatomicae de aure interna comparatae, 1789.

2) De penitiori auris in amphibiiis structura, 1831.

3) Recherches sur les ossemens fossiles, 1825, 3^e éd., V. 5, p. 253.

4) Zur Anatomie der Knöchelchen des mittlern Ohres bei Amphibien und Reptilien, in: Anat. Anz., 1894, p. 578. (Vorl. Mitth.)

übrigen Knorpel, welche wohl die Spalte des Gelenkes repräsentirt, das ich von *Iguana* etc. beschrieben habe (Fig. 59).

Bei einer Länge der Columella auris von 10 mm war der Stapes 7,5 mm lang; seine Fussplatte ist klein, jedoch viel grösser als das distale Ende.

Der Stiel der Extracolumella zeigt äusserlich eine Einschnürung, woselbst er mit ebenen Flächen getheilt werden kann (Fig. 59 x). Auch LEYDIG¹⁾ fand bei *Lacerta agilis* einige Male eine Andeutung einer solchen Trennung; in andern Fällen sah er wieder nichts davon. Distal von dieser Stelle wird der Stiel viel dünner und ist in dorso-ventraler Richtung bandförmig abgeplattet und dadurch in der Ebene, in welcher auch der Insertionstheil der Extracolumella liegt, biegsam.

Letztere ist dick und liegt mit ihrer lateralen Fläche ganz im Trommelfell. Sie hat einen deutlichen Processus accessorius posterior und einen kleinern Processus accessorius anterior. LEYDIG erwähnt diese Fortsätze bei *Lacerta agilis* nicht; seine Beschreibung der Pars superior und inferior stimmt vollkommen mit dem Verhalten von *Lacerta ocellata*.

Die Länge der Extracolumella beträgt 3,3 mm. Innen ist sie zum Theil verkalkt; den Stiel und den Processus superior fand ich unverkalkt, dies wird aber wohl mit dem Alter und individuell variiren. LEYDIG giebt an, dass bei *Lacerta agilis* auch der Stiel bis zur Gliederung verkalkt war, medial davon aber nicht. Der Processus longus ist ein langer, flacher Stab, dessen mit dem Quadratum verbundenes Ende sich stark verbreitert; es bleibt etwas vom Os pterygoideum entfernt. Die Sehne der Extracolumella liegt dessen Insertionstheil überall auf, ist aber in der Mitte nur sehr lose mit demselben verbunden. Am Schädel inserirt sie an einem Knorpelstückchen, das ventral zwischen Quadratum und Processus paroticus liegt und lateral übergeht in ein viel grösseres, hyalines Knorpelstück, das auf dem Quadratum liegt, aber sehr bestimmt gegen dieses und die übrigen Schädelknochen abgegrenzt ist. Sein hinteres, laterales Ende ist ausgezogen, und von hier geht ein sehr dünnes, 6 mm langes Rändchen ab, das, der Rachenhöhle anliegend, horizontal nach hinten geht und sich an das dorsale Ende des Zungenbeinbogens heftet. Dieses Rändchen ist schon von VOGT u. YUNG²⁾ bei *L. viridis* beschrieben. Da

1) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872, p. 87, fig. 149 a.

2) Traité d'anatomie comparée pratique, p. 668.

heisst es: „l'arc antérieur, (lequel) est boursoffé en bouclier à son extrémité proximale et va se relier par une continuation tendineuse de son extrémité distale, aux partours du tympan“. Von der dünnen Knorpel-epiphyse des Processus paroticus ist der Knorpel deutlich getrennt.

Einen Knorpelstab, den ich schon bei andern Arten als vierten Visceralbogen aufgeführt habe, finde ich hier sehr gut entwickelt; sein dorsales Ende liegt in einem Grübchen des Pleurooccipitale, ventral vom Processus paroticus, caudal und dorsal in der Nähe von der Knochenbrücke, die die Fenestra utricularis vom Recessus scalae tympani trennt, also in der Paukenhöhle; dort ist er durch straffes Bindegewebe fest mit dem Schädel verbunden. SIEBENROCK ¹⁾ sagt davon: „Ein runder Ausschnitt an der Basis des Processus paroticus bildet die Incisura vestibuli und hinter derselben dient eine kleine Grube, Fossa hyoides, zum Ansatz des Zungenbeins.“ Weil der vierte Visceralbogen ganz frei vom Zungenbeinapparat bleibt, ist dies letztere nicht richtig. PARKER ²⁾ deutet ihn auf seinem Querschnitt als Zungenbeinbogen.

Die Nerven von *Lacerta ocellata* hat FISCHER ³⁾ sehr genau beschrieben. Wichtige Unterschiede von *Iguana* verzeichnet er nicht.

Ich habe ebenfalls keinen einzigen wichtigen Unterschied gefunden; namentlich verläuft auch die Chorda tympani wie bei *Iguana*.

Der Anfang des hintern Hauptstammes des Facialis verläuft in einer seichten Rinne des Prooticums; weiter hinten verläuft er, wie alle andern Nerven, ganz frei unter der Schleimhaut der Paukenhöhle.

Von den Arterien braucht ebenso wenig viel gesagt zu werden. Die Arteria facialis geht dorsal von der Columella auris und giebt, dort wo sie wieder aus der Paukenhöhle tritt, einen dicken Ast ab, der auf der vordern Paukenhöhlenwand ventralwärts zieht, von hier über dem M. protractor pterygoidei in die Temporalgrube übergeht und dann in den Unterkiefer tritt; er gleicht also der Arteria dentalis inferior von RATHKE. Die Carotis geht zwischen Fenestra utricularis und Foramen jugulare externum hindurch.

1) Kopfskelet der Lacertiden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 103, 1894, p. 211.

2) Structure and development of the skull of the common Lizards, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1879, tab. 45, fig. VI st. h.

3) Die Gehirnnerven der Saurier, anatomisch untersucht, Hamburg 1852.

Ich habe auch *Lacerta viridis* untersucht, aber nur auf die größern Verhältnisse und vor Allem auf die Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Schädel. Ich fand aber alles ganz wie bei *Lacerta ocellata*.

25. *Tachydromus sexlineatus* DAUD.

Auch diese Art schliesst sich ganz an *Lacerta ocellata* an. Der Kleinheit wegen habe ich nicht alles genau untersucht, sondern nur auf einige Punkte geachtet.

Das Trommelfell ist gross, wenig eingesunken, ohne Schutzvorrichtungen.

Der Zungenbeinbogen ist mit seinem Ende durch ein zartes, horizontales Bändchen an den Schädel geheftet und zwar an derselben Stelle wie bei *Lacerta*, an ein dort liegendes Stückchen hyalinen Knorpels. Die Chorda tympani verläuft wie bei *Lacerta* und *Iguana*. Das dritte Zungenbeinhorn endet dorsal in der Paukenhöhle und ist dort nur unbedeutend mit dem Schädel verbunden, dorsal vom Foramen jugulare externum, caudal von der Fenestra rotunda. Die Arteria facialis geht dorsal vom Stapes durch die Paukenhöhle.

Fam. *Gerrhosauridae*.

26. *Gerrhosaurus nigrolineatus* HALLOW.

Der Kopf des untersuchten Exemplares war $18\frac{1}{2}$ mm lang, 11 mm hoch und 11 mm breit.

Das Trommelfell ist 1 mm tief eingesunken, das ist weit mehr als die Dicke der Haut. Vom hintern Rand legt sich eine Falte über das Trommelfell, die aber nicht bis zu dessen Mitte reicht, von vorn her eine schmale, bandförmige Schuppe; der dorsale und ventrale Rand bleibt frei. Weitaus sein grösster Theil bleibt denn auch von aussen unbedeckt, so dass man kaum von einer äussern Gehörhöhle und -öffnung sprechen kann. Letztere ist $3\frac{1}{2}$ mm hoch und 2 mm breit. In der Falte am hintern Rande des Trommelfells liegen die Hauptportion des Depressor mandibulae und der Sphincter colli, dessen vorderste Fasern von einem kleinen Knorpelstückchen entspringen, das am caudalen und dorsalen Rande des Trommelfells dem Quatratum lateral aufsitzt. Das grosse, rundlich ovale Trommelfell ist $3\frac{1}{2}$ mm hoch und 3 mm breit, also nicht höher, aber 1 mm breiter als die äussere Gehöröffnung. Es ist sehr zart und durchscheinend und wird

durch die deutliche Insertion der Extracolumella beträchtlich nach aussen vorgewölbt. Es schaut lateralwärts, gar nicht caudalwärts.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle ist äusserst weit, etwa wie bei *Uromastix*. Der mediale Theil der Paukenhöhle wird durch den nicht starken *M. pterygoideus ventral* nicht begrenzt, und hinten fehlt, wegen der geringen Dicke der seitlichen Halswand und der tiefen Lage des Trommelfells, eine Wand beinahe vollständig.

Da die sehr durchscheinenden Trommelfelle etwas weiter ventralwärts reichen als die Schädelbasis, kann man durch den ganzen Kopf hindurch Licht sehen.

Von den Wandungen der Paukenhöhle brauche ich keine detaillirte Beschreibung zu geben. Die Schleimhaut stülpt sich in den *Recessus scalae tympani*, der sehr weit ist, tief ein, so dass dort, über der Basis des *Tuberculum sphenoccipitale* ein tiefer *Recessus* der Paukenhöhle entsteht. Der lateralwärts schauende Eingang ist oval, 1 mm hoch und $\frac{3}{4}$ mm breit. An seiner knöchernen Wand findet sich vorn ein Loch, das in das Labyrinth führt, medial ein Loch zur Schädelhöhle. Nach hinten und dorsal wird er durch Muskeln vervollständigt, im Uebrigen sind seine Wände ganz knöchern.

Die *Columella auris* ist $2\frac{1}{2}$ mm lang, wovon $1\frac{1}{4}$ auf den *Stapes* und ebenso viel auf die *Extracolumella* kommen. Ein Gelenk fehlt.

Die Fussplatte des *Stapes* ist ziemlich gross und etwas trichterförmig vertieft.

Die *Extracolumella* ist mit ihren Fortsätzen grösser als der *Stapes*. Der flache, trapezförmige *Processus internus* sitzt dem *Quadratum* mit seiner längsten Kante auf und reicht nicht bis zum *Os pterygoideum*. Der Insertionstheil liegt als ein gerader Knorpelstab im Trommelfell. Die beiden starken *Processus accessorii* entspringen von der *Pars superior*. Die Sehne liegt überall lateral auf der *Extracolumella*; sie entspringt von einem Knorpelstückchen, das auf dem *Processus paroticus* liegt und deutlich getrennt ist von einem Knorpelstück, das dorsal die laterale Leiste des *Quadratus* ergänzt, von welcher, wie schon erwähnt, Fasern des *Sphincter colli* entspringen. Ein Bändchen von diesem Knorpel zum Zungenbeinbogen besteht nicht.

Der sehr grosse 4. *Visceralbogen* reicht mit seinem dorsalen Ende bis auf die untere Seite der Basis des *Processus paroticus*; dort heftet er sich an die seitliche Schädelwand caudalwärts und etwas

dorsalwärts von der Fenestra utricularis, dorsal vom Eingang des Recessus der Paukenhöhle, in einer geringen Vertiefung (Fossa hyoidea).

Die Chorda tympani verläuft wie bei *Iguana* und *Lacerta*.

Die Carotis geht zwischen der Fenestra utricularis und dem Eingang des Recessus der Paukenhöhle hindurch. Die Arteria facialis verläuft dorsal vom Stapes.

Fam. *Scincidae*.

27. *Mabuia multifasciata*.

Der Kopf des untersuchten Exemplares war 25 mm lang, 16 mm hoch und 16 mm breit.

Das Trommelfell liegt $1\frac{1}{2}$ bis 2 mm tief, und lateral davon findet sich die äussere Gehörhöhle, die durch eine runde Oeffnung von $2\frac{1}{2}$ mm Durchmesser nach aussen mündet. Da unter der Haut ihres dorsalen und vordern Randes das Quadratum liegt, ist sie dort unbeweglich. Ihr hinterer Rand ist dagegen etwas beweglich, da hier der Sphincter colli liegt (Fig. 60). Da der Vorderrand dieses Muskels concav ist, sein Ursprung und seine Insertion weiter vorn liegen als der hintere Rand der äussern Gehöröffnung, wird letztere bei der Contraction des Muskels etwas nach vorn verschoben und die Oeffnung verengert. Durch die Schuppen ist die Haut aber zu steif, als dass ein Verschluss der Oeffnung möglich wäre. Der untere Rand wird von einer Haut-duplicatur auf dem Unterkiefer gebildet und ist demgemäss nicht fest.

Die äussere Gehörhöhle erstreckt sich dorsal- und caudalwärts von der Oeffnung bis zu den Rändern des grossen Trommelfells. Die Wandungen, die letzteres überwölben, werden vorn und ventral von der lateralen Lamelle des Quadratoms gebildet, dorsal von einer hyalinknorpeligen Platte, welche die laterale Lamelle des Quadratoms dort vervollständigt, ohne scharfe Grenze.

Caudal hat die Ueberwölbung keine feste Stütze, sondern wird von folgenden Muskeln gebildet: a) dem Sphincter colli, dessen vorderste Fasern einen tiefen Ursprung vom Knorpel auf dem Quadratum haben; b) der Hauptportion des Depressor mandibulae, der weit dorsalwärts entspringt; und c) einer tiefsten Portion dieses Muskels, welche vom Quadratknorpel entspringt, nach oben, aussen von den Fasern des Sphincter colli (Fig. 60—62); die mediale Fläche dieser tiefsten Portion wird von der Haut der äussern Gehörhöhle überzogen, die Portion bildet die hintere äussere Wand der letztern vom Trommelfell ab bis zu den mehr lateralwärts liegenden Fasern des Sphincter colli. Die

Muskeln werden durch den Knorpel auf dem Quadratum vom Trommelfell abgedrängt. Für alle konnte ich die Innervation durch den Facialis feststellen.

Ventral von der Gehörhöhle liegt der Unterkiefer und straffes Bindegewebe von diesem zum Quadratum und zur Mundecke; diese Wand ist aber niedrig und wird der Hauptsache nach von der Haut gebildet.

Die Haut der äussern Gehörhöhle zeigt, vor allem auf dem Quadratum, noch schwache Schuppen.

Das runde, zarte und durchscheinende Trommelfell hat einen Durchmesser von etwa 5 mm und wird von der, lateralwärts wie ein Halbcylinder vorstehenden, von seinem dorsocaudalen Rande bis zu seiner Mitte reichenden Insertion der Extracolumella schwach kegelförmig nach aussen vorgewölbt. Sein vorderer Rand inserirt sich an die Hinterfläche der lateralen Lamelle des Quadratoms, etwa in der Mitte desselben, sein dorsaler Rand an den obern Theil desselben Knochens medialwärts von dem dortigen Knorpel. Vom dorsal und caudal liegenden Processus paroticus ziehen straffe Bindegewebsfasern im hintern Rand des Trommelfells zum Unterkiefer, zur Bildung eines bestimmt abgegrenzten Bandes kommt es aber nicht. Der ventrale Rand liegt auf dem M. pterygoideus etwas medialwärts vom Unterkiefer und wird nur durch die Haut und die Schleimhaut der Paukenhöhle in seiner Lage gehalten, ohne besondere Befestigung zu zeigen.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle ist ziemlich weit; eine hintere Wand fehlt der erstern, medial bleibt zwischen M. pterygoideus und Schädelbasis eine Spalte, die nach vorn bis zum Processus pterygoideus des Basisphenoideums reicht und hinten ziemlich hoch ist, indem der Muskel dort weit ventralwärts vom Schädel bleibt. Indem der Körper des Quadratoms stark leistenförmig caudalwärts und ventralwärts vorspringt, wird zwischen ihm, seiner stark muschelförmigen, lateralen Lamelle und dem Trommelfell ein Nebenraum von der eigentlichen Paukenhöhle abgegrenzt, welcher ganz dorsal von der Schleimhautfalte der Columella auris auch ventral begrenzt wird und ventral davon, zwischen Trommelfell und Körper des Quadratoms mit der übrigen Paukenhöhle communicirt.

Die Crista prootica ist gut ausgebildet, und da das Quadratum nur sehr wenig lateral vom Schädel liegt, bleibt zwischen beiden ein nur 1 mm breiter Streifen an der dorsalen und vordern Paukenhöhlenwand, der vom M. temporalis gebildet wird. Ventral wird die vordere Wand gebildet durch den grossen M. protractor pterygoidei, der vom

Processus anterior inferior des Prooticums entspringt und sich am hintern Ende der Os pterygoideum inserirt.

Caudal und ventral findet sich in der medialen Paukenhöhlenwand das vertical sehr in die Länge gezogene Foramen jugulare externum, über welches aber die Schleimhaut gerade hinweg zieht, so dass im Recessus scalae tympani kein Nebenraum der Paukenhöhle entsteht.

Ein Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella fehlt; auch unter dem Mikroskop fand ich nirgends eine Andeutung einer Querspalte als Andeutung einer Gelenkspalte.

Die ovale Endplatte des Stapes ist gross (Fig. 63 und 64); ihre mediale, dem Labyrinth zugewendete Fläche ist eben, nicht trichterförmig vertieft; lateral geht von der Endplatte ein dünner, runder Knochenstab ab, der am distalen Ende etwas stärker wird und undurchbohrt ist.

Nicht ganz $\frac{2}{3}$ der Länge der Columella auris kommen auf den Stapes, gut $\frac{1}{3}$ auf die Extracolumella. Letztere ist mit ihrem Insertionstheil grösser als der Stapes (Fig. 63 und 64). Der kurze Stiel ist medial im Querschnitt oval; lateral wird er plötzlich stark zusammengedrückt in der Ebene, in welcher Stiel und Insertionstheil liegen, quer hierzu verbreitert er sich etwas. Hierdurch ist der Insertionstheil auf dem Stiel stark beweglich, jedoch nur in dieser einen Ebene. Löst man ihn ringsum vom Trommelfell, so stellt er sich mit seiner Pars inferior beträchtlich mehr lateral, im Ganzen weniger senkrecht zum Stiel (so ist er auch auf den Figg. 63 u. 64 abgebildet); daraus geht hervor, dass er auf die Mitte des Trommelfells einen starken, lateralwärts gerichteten Druck ausübt. Der Stiel reicht nicht bis zum Trommelfell, und dadurch gehen die Pars inferior und superior ziemlich stark lateral, vor allem erstere (Fig. 63). Ihre im Trommelfell liegenden Enden werden durch eine Sehne der Extracolumella verbunden. Letztere umspannt mit ihnen eine ziemlich hohe, dreieckige Lücke, die nur von der Schleimhaut, in der die Extracolumella liegt, ausgefüllt wird. Der dicke und lange Processus accessorius posterior geht von der Pars superior, nahe ihrem Ende, ab, und liegt im Trommelfell; ein Processus accessorius anterior ist nur angedeutet (Fig. 64).

Ein Processus longus des Stieles fehlt; letzterer wird durch die Schleimhaut und darunter liegendes Bindegewebe nur schwach an das Quadratum befestigt.

Die Sehne der Extracolumella entspringt von der Unterfläche des Processus paroticus. Besondere Knorpelanhänge des letztern habe

ich nicht gefunden; der Knorpel auf dem Quadratum reicht nicht bis an den Processus paroticus.

Die *Chorda tympani* geht zwischen dem Processus paroticus und der ihm aufliegenden Sehne der Extracolumella hindurch.

Die Arteria facialis zieht dorsal von der Columella auris durch die Paukenhöhle. Dort, wo sie in die Temporalgrube tritt, giebt sie die starke Arteria dentalis inferior ab, die längs der Hinterfläche des Quadratus, medial von dessen Körper, ventral verläuft und darauf dorsal vom M. protractor pterygoidei gleichfalls in die Temporalgrube tritt.

28. *Lygosoma olivaceum* GRAY.

Hier tritt eine kleine, wenig tiefe äussere Gehörhöhle auf, mit sehr enger äusserer Gehöröffnung. Bei einem Exemplar mit $11\frac{1}{2}$ mm hohem Kopf war die Oeffnung nur $\frac{3}{4}$ mm hoch und $\frac{1}{2}$ mm breit; nicht nur absolut, sondern auch relativ ist sie viel kleiner als bei *Mabuia multifasciata*.

Der Bau der äussern Gehörhöhle ist vollständig wie bei der vorhergehenden Art. Der Knorpelanhang auf dem Quadratbein ist in der Verknöcherung begriffen; nur der Saum besteht noch aus rein hyalinem Knorpel, der gegen den Knochen nicht abgegrenzt ist.

Das rundliche Trommelfell hat einen Durchmesser von $2\frac{1}{2}$ mm; es ist also etwa 3 Mal so hoch und 5 Mal so breit wie die äussere Gehöröffnung. Im Verhältniss zum Thier ist das Trommelfell klein.

Die Paukenhöhle schliesst sich in ihrem Bau vollständig an *Mabuia* an, was auch für die Columella auris gilt. Die Fussplatte des Stapes ist verhältnissmässig kleiner als bei dieser Art; wie dort fehlen ein Processus longus und ein Stapes-Extracolumellar-Gelenk. Im Verlauf der *Chorda tympani* und der Arterien schliesst sich *Lygosoma* gleichfalls an *Mabuia* an.

29. *Trachysaurus rugosus* GRAY.

Diese Art besitzt eine äussere Gehörhöhle, die nach demselben Typus wie bei *Mabuia* gebaut ist. Das tief liegende Trommelfell wird hinten von Muskeln, dorsal von einer Knorpelplatte auf dem Quadratum sowie von Fasern des M. temporalis, die von dieser Platte entspringen, überwölbt; sein Rand inserirt sich an der hintern Fläche des Quadratus, medial von dessen lateralem Rande. Noch ausgeprägter wird die tiefe, geschützte Lage des Trommelfells dadurch, dass die durch starke Knochenschuppen sehr dicke Haut sich nach

vorn von der äussern Gehöröffnung noch einige mm lateralwärts vorwölbt. Die ventrale Wand der äussern Gehörhöhle wird nur von der dort weniger dicken Haut gebildet, welche einige mm lateral vom Trommelfell sich ventral umbiegt.

In der hinten über dem Trommelfell sich erhebenden Falte liegt nur die Hauptportion des Depressor mandibulae; eine tiefste Portion hat dieser Muskel nicht abgespalten, und der Sphincter colli reicht nicht so weit nach vorn.

Bei einem Exemplar mit 39 mm hohem Kopf war die äussere Gehöröffnung 6 mm hoch und $2\frac{1}{2}$ —3 mm breit. Sie lag am Boden einer trichterförmigen Einsenkung der Haut, die zum Theil, vor allem caudal und ventral, dadurch zu Stande kommt, dass die Knochenschuppen viel kleiner werden, zum Theil dadurch, dass der M. temporalis und der Unterkiefer die sie bedeckende Haut lateral vorwölben.

Die Höhle selbst ist sehr eng, indem der Knorpel auf dem Quadratum nur wenig lateral, jedoch mehr ventral sich erstreckt (Fig. 65). Dieser Knorpel ist verhältnissmässig weit grösser als bei *Mabuia*; er ist verkalkt, und seine Grenze gegen das Quadratum ist scharf angegeben; dorsal reicht er bis an das Paraquadratum. Von der deutlichen Knorpelmasse auf dem Processus paroticus wird er durch eine dichte Bindegewebsmasse getrennt. Seine Grösse und seine Abgrenzung dem Quadratum gegenüber machen es unmöglich, ihn nur als eine Epiphyse dieses Knochens zu betrachten.

Das ovale Trommelfell ist durchscheinend (Fig. 65), mit einem weissen opaken Streifen, welcher der Insertion der Extracolumella entspricht und vom dorsocaudalen Rande bis zur Mitte des Trommelfells reicht, das hier stark nach aussen vorgewölbt ist. Es ist 11 mm hoch und 7 mm breit, also viel grösser als die äussere Gehöröffnung. Es schaut lateralwärts und etwas caudalwärts. Die Insertion seiner Ränder ist dieselbe wie bei *Mabuia multifasciata*.

Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle ist weit, da eine hintere Wand der Paukenhöhle nur ganz lateral zur Ausbildung kommt, medial aber in beträchtlicher Breite vollständig fehlt. Ventral liegen die dicken, aber kurzen Mm. pterygoidei und überdecken die Paukenhöhle medial hinten von unten nicht. Das sehr grosse Tuberculum spheno-occipitale und die sich daran inserirenden Muskeln verengern die Communication in ihrer Mitte beträchtlich. Bei der grössern Breite des Kopfes steht die vordere Paukenhöhlenwand weniger schräg von innen vorn nach hinten lateral, wodurch die ganze

Paukenhöhle mehr quer gestellt ist, weniger weit nach vorn vom Trommelfell sich ausdehnt, aber breiter als bei *Mabuia* ist.

Da das Tuberculum spheno-occipitale von der ventralen Schädelkante weit nach aussen vorspringt, bildet es eine ventrale Wand für den medialen und caudalen Abschnitt der Paukenhöhle, in welcher das Foramen jugulare externum, die Fenestra utricularis und die Basis des Stapes liegen. Das Foramen jugulare externum ist länglich, 2 mm hoch, $\frac{1}{2}$ mm breit, und liegt ventrocaudal in der lateralen Schädelwand; es wird durch eine 1 mm breite Knochenbrücke von der dorsal und nach vorn von ihm liegenden Fenestra utricularis getrennt. Die Schleimhaut geht ganz eben über das Foramen jugulare externum hinweg.

Im Uebrigen finde ich an den Wandungen der Paukenhöhle nichts Erwähnenswerthes; sie zeigen keine Unterschiede von *Mabuia*.

Die Columella auris ist $14\frac{1}{2}$ mm lang; sie steht beinahe quer zur Medianebene des Thiers, nur liegt ihr laterales Ende etwas caudaler, mehr noch ventraler, als ihr inneres Ende. Die Schleimhautfalte, in der sie liegt, ist in der Mitte des Stapes $3\frac{1}{2}$ mm hoch, nach innen und aussen davon niedriger; sie geht von der Vorderfläche des Processus paroticus nach vorn und etwas ventralwärts.

Stapes und Extracolumella sind durch ein sehr deutliches Gelenk verbunden.

Der Stapes ist $12\frac{1}{2}$ mm lang und nur $\frac{1}{3}$ mm dick. Sein laterales Ende ist nur 2 mm vom Trommelfell entfernt. Dass er hier im Verhältniss zur ganzen Columella so viel länger ist als bei *Mabuia*, rührt zum Theil von der grössern Entfernung des Quadratus vom Schädel und der daraus folgenden grössern Breite der Paukenhöhle her, wird aber vor allem dadurch bedingt, dass er sich noch bis weiter lateralwärts als der Körper des Quadratus ausdehnt. Medialwärts geht der Stapes in scharfem Bogen über in seine ovale Endplatte, welche horizontal einen nur 1 mm langen, vertical einen 0,75 mm langen Durchmesser hat. Dieselbe ist viel kleiner als die ovale Fenestra utricularis, bei welcher dieser Durchmesser $1\frac{1}{2}$ und 1 mm lang ist. Das laterale Ende des Stapes ist verdickt und trägt eine $\frac{1}{2}$ mm dicke Knorpelepiphyse. Die Gelenkfläche ist von derselben Grösse und Form wie die mediale Fläche der Fussplatte; ihre längste Axe verläuft von hinten nach vorn und etwas dorsal. Sie ist in der Richtung der längsten Axe etwas convex, quer dazu sehr schwach concav.

Die Extracolumella misst vom Gelenk bis zum Trommelfell nur 2 mm; ihr Stiel ist also sehr kurz. Der 5,5 mm lange In-

sersionstheil ist in seiner Mitte etwas vom Trommelfell abgebogen, so dass seine Sehne ihm dort nicht aufliegt und beide ein sehr niedriges Dreieck umschliessen. Ein Processus longus fehlt vollständig; dabei liegt das mediale Ende der Extracolumella wohl $1\frac{3}{4}$ mm lateralwärts vom Körper des Quadratus entfernt. Die Pars inferior und superior sind $3\frac{1}{4}$ resp. $1\frac{1}{2}$ mm lang. Der grosse Processus accessorius posterior liegt, wo er von der Pars superior abgeht, nach innen vom Trommelfell in einer von diesem ausgehenden Schleimhautfalte; sein Ende liegt im Trommelfell selbst. Zwischen Stiel und Insertionstheil ist keine dünne, biegsame Stelle vorhanden.

Die Sehne entspringt von einem Knorpelstück, das ziemlich weit medial, zwischen Processus paroticus und Quadratum liegt und vom Quadratum-Knorpel ziemlich weit entfernt bleibt. Gegenüber dem Knorpel, der auf der lateralen Fläche des Processus paroticus liegt, konnte ich aber keine Grenze finden. Zum Squamosum hat es keine Beziehungen.

Die Nerven und Gefässe verhalten sich im Allgemeinen wie bei *Mabuia*; der Glossopharyngeus tritt am dorsalen Rande des Foramen jugulare externum aus der Schädelwand. Die Carotis verläuft nicht zwischen Fenestra utricularis und Foramen jugulare externum, sondern ventral von letzterm.

Vom 4. Visceralbogen fand ich einen kleinen Rest in der dorsalen Rachenhöhlenwand, nach hinten von der Paukenhöhle.

Fam. *Amphisbaenidae*.

30. *Amphisbaena fuliginosa* L.

Die Haut zeigt in der Ohrgegend nirgends eine dünnere Stelle, viel weniger noch ein Loch. Unter ihr stösst man auf die dicke Schicht der mit der Haut in Verbindung stehenden Muskeln¹⁾. Noch tiefer trifft man auf den Depressor mandibulae, der nach vorn bis auf die Hinterfläche des Quadratus reicht und diesen Knochen lateral grössten Theils bedeckt (Fig. 66, 67). Nach innen von diesem Muskel liegt die Columella auris; eine bindegewebige Membran aber, welche als Trommelfell gedeutet werden könnte, fand ich nicht. Ein Trommelfell oder Reste desselben fehlen somit vollständig. STANNIUS²⁾

1) SMALIAN, Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden, in: Z. wiss. Zool., V. 42, 1885.

2) Handbuch der Zootomie, Amphibien, 1856, p. 163.

und PETERS¹⁾ haben dies schon kurz hervorgehoben. Ebenso wenig existirt an der Hinterfläche des Quadratus ein Bindegewebsstrang, der von einer rückgebildeten äussern Gehörhöhle herrühren konnte.

In den oben citirten Arbeiten heben STANNIUS und PETERS auch schon das Fehlen einer Paukenhöhle oder eines Recessus der Rachenhöhle bei den Amphisbaeniden hervor.

Oeffnet man die Rachenhöhle von der Ventralseite, so sieht man, dass sie sich zwar unter der Schädelbasis etwas verbreitert, aber doch nicht so weit lateralwärts reicht wie diese, geschweige denn eine seitlich emporragende Ausstülpung bildet (Fig. 67, 68). Entfernt man die Schleimhaut der Rachenhöhle, so findet man letztere seitlich vollkommen begrenzt: dorsal von den mächtigen ventralen Nackenmuskeln, die sich an der weit vorn liegenden Apophysis spheno-occipitalis²⁾, welche das Tuberculum spheno-occipitale der übrigen Lacertilier repräsentirt, inseriren, ventral vom 2. Zungenbeinhorn und dessen mächtiger Musculatur, welche die Ventralfläche der Nackenmuskeln berührt. Mehr nach vorn, wo die Nackenmuskeln sich inseriren, liegt ganz dorsal die seitlich zu einer Lamelle erweiterte Schädelbasis und die Apophysis spheno-occipitalis selber, ventral noch das 2. Zungenbeinhorn und dessen Muskeln, und zwischen diesen beiden der mediale hintere Rand des Depressor mandibulae. Dort, wo sonst die Communication mit der Paukenhöhle sich findet, ist also die Rachenhöhle vollständig von Muskeln begrenzt.

Lateral von der Labyrinthregion des Schädels existirt denn auch kein von einer Schleimhaut bekleideter Raum. Der Theil der lateralen Schädelwand, welcher bei den typischen Lacertiliern die mediale Wand der Paukenhöhle bildet, ist bei *Amphisbaena* sehr klein. Ventral, caudal und caudodorsal von ihm dehnt der Schädel sich lateralwärts aus, so dass er in eine Vertiefung zu liegen kommt (Fig. 67, 68 und 69), welche dorsal und vorn vom Quadratum und Os pterygoideum begrenzt wird. Letzterer Knochen liegt in Folge des Fehlens eines Processus pterygoideus des Basisphenoideums diesem Knochen direct an. Die mediale Wand der genannten Vertiefung zeigt eine sehr grosse Fenestra utricularis, welche von der Basalplatte der Columella auris geschlossen wird, und da letztere viel grösser ist als die Fenestra, so

1) Ueber die Amphisbaenen etc., in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1880.

2) BRÜHL, Zootomie aller Thierklassen, 1886, p. CLI.

liegt sie namentlich hinten mit ihrem Randtheil auf den Knochen, welche die Fenestra umranden. Die Fussplatte ist so gross, dass sie die mediale Wand der Vertiefung beinahe ganz bedeckt. Die dorsale und caudale Wand dieses Raumes werden von einem Fortsatz des Occipitale (laterale) geliefert, in dessen Basis der Canalis semicircularis horizontalis des Labyrinths verläuft; medial und caudal davon liegt der hintere Theil des Canalis semicircularis posterior. Der Fortsatz entspringt caudal und dorsal von der Fenestra utricularis; an seine vordere und dorsale Wand heftet sich lateral das Quadratum. Dieser Fortsatz ist also wohl das Homologon des Processus paroticus der echten Lacertilien; ein Squamosum und Paraquadratum fehlen, so dass das Quadratbein sich nur vermittels dieses Fortsatzes an den Schädel heftet. Nach hinten vom Quadratum und weiter medial reichend, entspringt von der Ventralfläche dieses Fortsatzes der Depressor mandibulae (Depressor maxillae, SMALIAN), dessen ventralste Fasern von der hintern Wand der Vertiefung, d. i. von der Vorderfläche des Processus paroticus, entspringen. Der Muskel zieht nach vorn und ventralwärts (Fig. 66), die ganze hintere und laterale Fläche des Quadratoms bedeckend, und inserirt sich, nach vorn von dessen Gelenk mit dem Unterkiefer, an der Unterfläche dieses letztern (an welcher sich keine Fasern eines M. pterygoideus inseriren). Durch diesen Ursprung und Verlauf bildet er die laterale Wand für den durch die Vertiefung des Schädels gegebenen Raum und begrenzt diese auch ventral; nur der mediale Abschnitt des Raumes wird ventral vom Schädel und den ventralen Nackenmuskeln, die sich an der Epiphysis spheno-occipitalis inseriren, begrenzt (Fig. 67, 68 und 69).

Nach vorn finden sich zwischen Quadratum, Os pterygoideum und Prooticum Lücken der knöchernen Begrenzung, die von Muskeln ausgefüllt werden, wie wir dies bei allen bisher besprochenen Lacertilien fanden. Weil aber bei *Amphisbaena* das Quadratum sehr wenig lateral vom Schädel liegt und das mächtige Os pterygoideum nicht durch einen Processus pterygoideus des Basisphenoideums lateral von der Schädelbasis abgedrängt wird, sind die Lücken sehr klein und ist der Antheil der Muskeln also ein sehr geringer; auch sind sie bei ihrer tiefen Lage schwer zugänglich. Sie gehören zu den Muskeln, welche die Temporalgrube ausfüllen. Der mächtige M. temporalis begrenzt die Paukenhöhle mehr dorsal zwischen Quadratum und Schädel. Ventral davon, zwischen Os pterygoideum und Schädel, dorsal von dem als horizontal vorspringende Leiste ausgebildeten lateralen Rande des Basisphenoideums findet sich ein kleiner Muskel. Derselbe ent-

springt ventral vom Trigeminus-Loch und, noch etwas nach vorn davon, von der Seitenfläche des Schädels (Basisphenoideum und Prooticum) und inserirt, horizontal lateralwärts gehend, als breiter, flacher und kurzer Muskel, an der dorsalen und medialen Fläche des Os pterygoideum, von dessen hinterm Ende bis nach vorn in der Höhe des Unterkiefergelenks. Seine hintersten Fasern entspringen dorsal von der Apophysis spheno-occipitalis; auf unserer Fig. 69 würde sie etwas nach vorn vom Stapes sichtbar sein. Der Muskel ist deutlich gegen den M. temporalis abgegrenzt und wird von einem Nerven, der vom Anfangstheil des 3. Astes des Trigeminus abgeht, innervirt. Da dieser Muskel nach Ursprung und Insertion und in der Innervierung dem Protractor pterygoidei der typischen Lacertilier entspricht, muss man ihn als dessen Homologen betrachten.

In Folge des Fehlens eines Processus retro-articularis des Unterkiefers bleibt letzterer ganz aus dem Bereich der Paukenhöhlengegend; da weiter von der Ventralfläche des Os pterygoideum keine Muskelfasern entspringen, fehlt bei *Amphisbaena* der Theil des M. pterygoideus, der bei den übrigen Lacertiliern die Paukenhöhle mehr oder weniger vollständig ventral begrenzt. Wohl aber ist hier ein Muskel vorhanden, der von der laterodorsalen Fläche des Os pterygoideum entspringt, von der Höhe des Unterkiefergelenks bis etwa 1,6 mm weiter nach vorn, und sich inserirt an der Medialfläche des Unterkiefers, von dessen hinterm Ende bis an die Stelle, wo der Ramus mandibularis des Trigeminus in ihn übergeht. Die sehr kurzen Fasern des Muskels ziehen lateralwärts, die vordern schräg laterocaudalwärts und sehr wenig ventralwärts. Er ist ein Heber des Unterkiefers; er wird vom 3. Ast des Trigeminus innervirt und ist gegen den M. temporalis sehr bestimmt abgegrenzt. Ich kann ihn nur als schwachen M. pterygoideus deuten. Eine Verschmelzung aller Muskeln dieser Gegend, des Pterygoideus und des M. temporalis, wie SMALIAN¹⁾ sie angiebt, findet also nicht statt.

Zwischen allen diesen Theilen bleibt in der Vertiefung der lateralen Schädelwand ein kleiner Raum übrig, dessen eben beschriebene Wandungen in der Hauptsache mit denen der Paukenhöhle eines typischen Lacertiliers übereinstimmen und der auch eine gleiche Lage hat. Er enthält denn auch die sehr dicke Columella auris, wird aber von Nerven und Gefässen, die durch spärliches, lockeres Bindegewebe

1) Anatomie der Amphisbaeniden, in: Z. wiss. Zool., V. 42, 1885, p. 175.

verbunden sind, ganz ausgefüllt; ein Lumen, ein Rest des Raumes einer Paukenhöhle ist nicht vorhanden. STANNIUS' und PETERS' Behauptung, dass ein Recessus der Rachenhöhle, d. i. eine Paukenhöhle, fehlt, ist demnach ganz richtig.

Der Stapes (Fig. 67, 69) ist ein kurzes, massives Knöchelchen, dessen sehr grosse, runde Fussplatte unter scharfer Biegung in den kurzen, dicken, in der horizontalen Ebene stark verbreiterten Stiel übergeht. Das laterale Ende des Stiels ist viel dünner, etwas zugespitzt und vorn und lateral von Knorpel überzogen; es hat demnach eine Knorpel-epiphyse. Es liegt zwischen dem Quadratum und dem M. depressor mandibulae und reicht ebenso weit lateral wie jener. An die Knorpel-epiphyse legt sich das hintere Ende eines dünnen Knorpelstabs eng an (Fig. 68, 69), durch Bindegewebe rings um die Berührungsfläche mit dem Stapes fest verbunden. Dieser Knorpelstab geht horizontal nach vorn, zwischen M. depressor mandibulae und der Seitenfläche des Quadratus hindurch (Fig. 66), in einer ziemlich tiefen Rinne der letztern (Fig. 69, linke Seite), kommt darauf lateral auf den Unterkiefer zu liegen und endet ventral und etwas nach vorn von der Munddecke. Hier ist er mit dem Corium der Haut fest verbunden, verliert seine Continuität und verschwindet bald, während sein weiterer Verlauf nach vorn noch durch einige kleine Knorpelstückchen bezeichnet wird. Bei einer *Amphisbaena*, deren Kopf 25 mm lang war, fand ich einen Knorpel von 10 mm Länge, in verticaler Richtung $\frac{1}{3}$ mm dick, quer dazu viel dünner.

SMALIAN¹⁾, der den Knorpelstab gleichfalls gefunden hat, sagt (p. 175—176) über ihn Folgendes: „Unmittelbar nach aussen von diesem Muskel [d. i. dem M. temporalis, dem „Temporo-pterygoideus“ SMALIAN'S] und zwar entlang der vordern Hälfte seines lateralen Randes trifft man auf einen spindelförmigen Muskel [siehe meine Fig. 66], der mit seinem spitzen sehnigen Hinterende an der untern, hintern Ecke des Quadratus entspringt. Er wendet sich von hier aufwärts und vorwärts, nach vorn breiter werdend, um hinter der Submaxillardrüse am Kronfortsatz des Unterkiefers mit verbreiterter Sehne zu inseriren. Löst man den Muskel von seiner Insertion und zieht ihn rückwärts, so trifft man auf eine, von ihm bedeckte und daher in seiner Richtung liegende Knorpelspange (fig. 10), die nach hinten etwas gekrümmt bis unter die hintere Ecke des Quadratus reicht. Ich möchte diese Spange als ein rudimentäres Jugale ansehen,

1) l. c.

und dann erscheint der dasselbe deckende Muskel in der That als Masseter. Dazu passt auch ganz das Verhalten von *Blanus cinereus*, bei dem dieser Muskel absolut nicht aufgefunden werden konnte. Und das fällt mit dem Mangel jener Knorpelspange bei *Blanus* zusammen, so dass ich die Angabe v. BEDRIAGA's bestätigen kann, es fehle bei *Blanus* das Jugale.“

Weiter sagt er noch (p. 193): . . . „dass mir an den Schädeln von *Amphisbaena fuliginosa*, von *Anops*, von *Trogonophis* stets jene Knorpelspange entgegengetreten ist, welche nach Abtragung des Masseter frei wird und an der hintern untern Ecke des Quadratus dem Schädel ansitzt, welche ich aber an allen Abbildungen und in allen durchgegangenen Notizen der Literatur unerwähnt finde. Ja v. BEDRIAGA betont ausdrücklich den Mangel des Jugale. Nicht sicher bin ich allerdings, ob auch *Blanus* diese Spange besitzt, da dieselbe mir bei den ausserordentlich geringen Dimensionen des Objects durch einen unglücklichen Schnitt entgangen sein könnte. Wie schon mehrfach ausgesprochen, bin ich geneigt, in dieser Spange das Rudiment des Jugale zu sehen.“

Hierzu möchte ich nun Folgendes bemerken. Der Name Masseter ist unrichtig, denn der Muskel inserirt nicht am Unterkiefer, sondern an der Haut des Mundwinkels und des Oberkiefers; er ist kein Kaumuskel. Seinen Ursprung vom Quadratum kann man auch nicht mit dem des Masseters der Säugethiere vom Jugale parallealisieren; dem gemäss bleibt beiden nur das gemeinsam, dass sie oberflächlich auf dem Temporalis liegende Muskeln sind. Der Muskel zieht bei *Amphisbaena* die Haut hinter dem Mundwinkel und dem Oberkiefer rückwärts; hierbei wird die zwischen Haut und Unterkiefer liegende Glandula submaxillaris zusammengedrückt und ihr Secret ausgepresst. Eine andere Function kann ich für den Muskel nicht angeben. Dem Muskel zu Liebe kann man die Knorpelspange also nicht als ein Jugale betrachten. Und sie ist dies auch gewiss nicht, denn sie besteht aus hyalinem Knorpel, während das Jugale ein Deckknochen ist. Auch würde ein rudimentäres Jugale nicht als Knorpel, sondern höchstens als Ligament auftreten. Ferner ist der Knorpel ganz frei vom Oberkiefer, gehört dem Unterkiefer an; überdies heftet er sich nicht an den Schädel, an die hintere untere Ecke des Quadratus, sondern ist hinter diesem Knochen gelenkig mit dem lateralen Ende des Stapes verbunden.

Aus der letzten Verbindung geht meines Erachtens deutlich hervor, dass wir es mit einer stark modificirten Extracolumella zu thun

haben. Diese Deutung hat schon PETERS¹⁾ gegeben. Auf p. 582 sagt er von *Agamodon anguliceps*: „Unter dem Tympanicum (Quadratum) kommt der Stiel des an der Basis schüsselförmigen, dicken Stapes zum Vorschein, an dessen Ende sich vorn, in einem rechten Winkel, ein kleines, plattes Knöchelchen durch ein Gelenk anschliesst, welches an der äussern Seite des Unterkieferwinkels liegt, und welches ich nur für den Hammer [Extracolumella mihi] halten kann. Es setzt sich vorn in einen sichelförmigen Knorpel fort und hat eine ähnliche Lage, aber verschiedene Gestalt, wie bei andern von mir untersuchten Arten der Amphisbaenoiden [hierüber finde ich keine Publication von PETERS]. Jedes Gehörknöchelchen zeigt an der Stelle, wo sie zusammenstossen, eine kleine Epiphyse.“

Von diesem Verhalten giebt PETERS eine Abbildung, woraus hervorgeht, dass er denselben Knorpelstab vor sich gehabt wie SMALIAN und ich, nur reicht der viel kürzere Stab weniger weit nach vorn vom Unterkiefergelenk als bei *Amphisbaena*, auch ist er nach PETERS caudal knöchern.

Wir finden also bei *Amphisbaena* eine Extracolumella, die bei dem Fehlen eines Trommelfells keine Bedeutung für das Gehörorgan hat; sie ist stark umgebildet und liegt mit ihrem vordern Ende in der Lederhaut auf dem Unterkiefer, lateral von der Glandula submaxillaris. Der Knorpelstab ist viel zu schwach, als dass er die Haut stützen könnte. Für diese Umwandlung der Extracolumella habe ich denn auch keine Erklärung finden können. Die Unterbrechungen im vordern Theil der Knorpelspange deuten auf eine stattfindende Rückbildung dieses Theiles. Dass es keine sehr recente Umbildung des Extracolumella ist, das beweist die Rinne auf dem Quadratum, in welcher die Knorpelspange verläuft (Fig. 68 u. 69).

Der Stapes hat seine Bedeutung als schalleitender Apparat mit dem Verlust des Trommelfells aufgegeben. Der Verschluss der Fenestra utricularis durch seine Fussplatte ist ein viel festerer geworden, indem letztere sich weit über die Ränder der erstern ausdehnt und sich durch eine dünne Schicht Bindegewebes mit der Aussenfläche des Knochens verbindet; Bewegungen der Fussplatte sind dadurch unmöglich geworden.

Eine Sehne oder ein Muskel der Columella auris sowie eine Verbindung der Columella mit dem Quadratum oder mit dem Unterkiefer

1) Ueber eine neue Art und Gattung der Amphisbaenoiden, *Agamodon anguliceps*, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1882, p. 579—584.

bestehen nicht. Ebenso wenig ist eine Oeffnung vorhanden, die in einen Recessus scalae tympani führt.

Die Kopfnerven von *Amphisbaena alba* hat VOGT ¹⁾ beschrieben; seine Angaben, namentlich über deren Verlauf, sind sehr unvollständig. Nach ihm soll der Facialis, sobald er aus dem Felsenbeincanal heraustritt, nur eine kurze Strecke nach hinten laufen, um sodann in ein allen hintern Hirnnerven gemeinschaftliches Ganglion einzutreten. Ich untersuchte den Verlauf auf einer Schnittserie und fand dabei Folgendes:

Das Ganglion des Facialis liegt in einem langen Knochencanal, durch welchen dieser Nerv die dicke Knochenwand des Schädels nach vorn und dorsal vom Labyrinth durchsetzt. Von dem Ganglion geht vorn der Ramus palatinus ab, der erst stark ventralwärts (Fig. 70), alsdann, scharf sich umbiegend, horizontal nach vorn verläuft, bis er endlich ventral vom Trigeminiusloch aus der Schädelwand in die Temporalgrube tritt. Sein ganzer hinterer Abschnitt verläuft also in Knochen (Basisphenoideum und ? Prooticum), wodurch er ausserhalb der Paukenhöhle geendigt bleibt. Dort, wo er scharf aus der ventralen Richtung in die horizontale umbiegt, giebt er den ventralwärts und caudalwärts gehenden Ramus communicans internus ab, der bald, ventral und nach vorn von der Fussplatte des Stapes, aus seinem kurzen Knochencanal frei auf die laterale Schädelwand heraustritt und auf dieser, ventral vom Stapes, horizontal nach hinten zieht. Darauf vereinigt derselbe sich mit dem Ramus communicans externus zu einem Stamm, der medial vom Depressor mandibulae in die Nackengegend übertritt und weiter horizontal nach hinten geht.

Der aus dem Ganglion geniculi kommende hintere Hauptstamm des Facialis tritt beinahe direct aus dem Knochen nach aussen; dort giebt er zwei Seitenäste ab, die Chorda tympani und den Ramus recurrens nervi trigemini ad nervum facialem. Darauf zieht er caudalwärts, dorsal über der Mitte des Stapes, und hinter diesem ventralwärts; er giebt erst den dünnen Ramus communicans externus ab, der sich bald mit dem Ramus communicans internus zu einem Nerven vereinigt, dann spaltet er sich in seine Muskeläste, von welchen der kleinere nach kurzem Verlauf in den Depressor mandibulae tritt, während der dickere weiter ventralwärts geht und dort zwei Muskeln innervirt ²⁾.

1) Beiträge zur Neurologie der Reptilien.

2) Diese Muskeln sind der vordere Theil oder vielleicht das ganze Platysma myoides von SMALIAN und der vordere Theil des Sternocleidomastoideus SMALIAN's; da die vordersten Fasern dieses letztern Muskels,

Der *Ramus recurrens* geht dorsalwärts und tritt sehr bald nach innen vorn vom Quadratum-Schädelgelenk in die Temporalgrube, wobei er die *Arteria facialis* begleitet.

Die *Chorda tympani*, die vor dem *Stapes* bleibt, zieht ventralwärts und nach vorn, medial vom Quadratum, darauf zwischen der hintern Spitze des *Os pterygoideum* und dem *Depressor mandibulae* und tritt in ihren Canal im Unterkiefer an der innern hintern ventralen Ecke desselben (Fig. 69). In diesem konnte ich sie auf einer Schnittserie bis an ihre Vereinigung mit dem 3. Trigeminasast verfolgen. Sie hat also einen beinahe geraden Verlauf von der Austrittsstelle des *Facialis* aus dem Schädel bis zum Unterkiefer. Weitere Löcher findet man auf der medialen Wand der Vertiefung nicht; der *Glossopharyngeus* tritt weiter nach hinten innen aus (siehe unten).

Die *Carotis interna* geht medial vom *Depressor mandibulae* nach vorn, bis sie hinter dem *Stapes* angelangt ist; dort giebt sie die sehr grosse, dorsalwärts gehende *Arteria facialis* ab (vergl. Fig. 70).

Der kleinere Hauptstamm geht mit dem *Ramus communicans internus ventral* vom *Stapes* nach vorn und mit diesem Nerven durch den gleichen Knochen canal, darauf in den Canal des *Ramus palatinus nervi facialis*, wo er sich spaltet in den Hauptstamm, der als *Carotis cerebralis* durch einen eigenen kurzen Canal in die Schädelhöhle dringt, und in einen Zweig, der mit dem *Ramus palatinus* in die Temporalgrube tritt. Dieser stimmt hierin mit der *Arteria palatino-nasalis* der übrigen Lacertilien überein.

Die *Arteria facialis* geht dorsalwärts über der *Columella auris* und dann nach vorn innen vom Quadratum-Schädelgelenk in die Temporalgrube; alsdann giebt sie einen Zweig ab, der lateralwärts durch ein Loch ins Quadratum zieht, und einen andern, dorsalwärts ziehenden Ast. Sie selbst geht als *Ramus dentalis inferior* zum Unterkiefer.

RATHKE¹⁾ giebt eine sehr ausführliche Beschreibung des Verlaufs derselben Arterien, mit welcher der von mir gefundene fast vollständig

welche vom *Facialis* innervirt werden, sehr deutlich von den übrigen getrennt sind (Fig. 66) und gerade ventralwärts gehen, kann ich den von ihnen gebildeten Muskel nur als einen *Sphincter colli* betrachten und muss ihn vom *Sterno-cleido-mastoideus* trennen. Der von SMALIAN bei *Blanus cinereus* als *Sphincter colli* beschriebene Muskel ist ihm nicht homolog, indem letzterer ganz oberflächlich, jener medial vom *Platysma myoides* liegt.

1) Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier, etc., in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 13, Theil 2, 1857.

übereinstimmt; nur hat er die Arteria palatino-nasalis nicht gefunden; auch fehlen die Seitenäste der Arteria facialis, die er sehr nahe deren Ursprung, caudal vom Quadratum, entspringen lässt.

Aus der Temporalgrube geht eine grosse Vene nach hinten; sie verläuft ventral vom Trigeminusloch längs der Schädelwand, nimmt dann einen dünnen, dorsalen Ast auf (Fig. 71), desgleichen ein kleines Aestchen, das den Nervus facialis bis dorsal vom Stapes begleitet und verläuft medial vom Quadratum, darauf ventral vom Stapes caudalwärts. Hierdurch unterscheidet sie sich von der Vene, welche als Vena lateralis capitis bei den bisher beschriebenen Arten aufgeführt und stets dorsal vom Stapes gefunden wurde. Die Vene (Fig. 67) ist sehr gross und nimmt ein beträchtliches Stück des ventral vom Stapes, zwischen diesem und den Muskeln übrig bleibenden Raumes ein. In ihrem weitem caudalen Verlauf nimmt sie erst einen von vorn kommenden lateralen Ast auf, darauf eine von der Scheitelgegend kommende Vene und vereinigt sich an derselben Stelle, etwas caudal vom Depressor mandibulae, im Anfang der Nackengegend, mit einer beinahe ebenso mächtigen Vene, die das Blut aus dem Gehirn abführt.

Die letztere Vene entsteht wieder aus der Vereinigung von zwei Venae cephalicae posteriores ¹⁾, die das Blut aus der Schädelhöhle, zwischen Schädel und Atlasbogen hindurch, abführen, mit einer dritten, ziemlich mächtigen Vene, die mit einem starken Nervenstamm zu Tage tritt (Fig. 72), durch ein Loch auf der hintern Schädelfläche, das ganz zwischen den Nackenmuskeln liegt (Fig. 69 *For. jugulare*). Diese dritte Vene führt weiter vorn das Blut aus dem Gehirn ab. Der austretende Nervenstamm spaltet sich bald in Aeste, deren peripherer Verlauf anzeigt, dass er durch den Glossopharyngeus, Vagus und Hypoglossus gebildet wird. Ueber den Verlauf im Schädel vergleiche man weiter unten den Abschnitt im vergleichend-anatomischen Theil, der den Durchtritt der Nerven im occipitalen Theil des Schädels behandelt (§ 7).

31. *Trogonophis wiegmanni* KAUP.

Diese Art untersuchte ich nur zum Vergleich einiger Punkte ihrer Anatomie mit *Amphisbaena fuliginosa*.

Ein Trommelfell und eine Paukenhöhle fehlen; der Bau des Schädels und der Muskeln zeigt im Allgemeinen keine Unterschiede von *Amphisbaena*.

1) GROSSER u. BRESINA, in: Morph. Jahrb., 1895; vgl. § 9.

Es ist ein deutlicher Processus pterygoideus des Basisphenoideums vorhanden, auf welchem das Os pterygoideum verschiebbar ist. Ich fand einen *M. protractor pterygoidei* und Fasern eines *M. pterygoideus* ganz wie bei der vorhergehenden Art; aber es existiren auch Muskelfasern, die von der Ventralfläche des hintern Endes des Os pterygoideum entspringen und sich an der medialen Fläche des Unterkiefers von dessen hintern Ende ab bis in eine Höhe mit dem Vorderrand seiner Gelenkfläche inseriren. Diese Fasern entsprechen dem ventralen, oberflächlichen Theil des *M. pterygoideus* der typischen Lacertilier; dieser Theil fehlte bei *Amphisbaena* vollständig.

Der Stapes verhält sich wie bei der letztern Art; seine Fussplatte ist etwas kleiner, er hat lateral eine viel grössere knorpelige Epiphyse, die im Centrum verkalkt und mit der das hintere Ende eines Knorpelstabes gelenkig verbunden ist. Dieser Knorpelstab ist $3\frac{1}{2}$ mm lang bei einer Kopflänge von $12\frac{1}{2}$ mm und mit seinem vordern Ende der Haut am Mundwinkel angeheftet; er besteht aus verkalktem Knorpel. Es ist derselbe Knorpelstab, den wir bei *Amphisbaena* kennen gelernt haben und der die Extracolumella repräsentirt.

2. Unterordnung: **Rhoptoglossa.**

Fam. *Chamaeleontidae.*

32. *Chamaeleon vulgaris* DAUD.

Wie schon längst bekannt, ist die Haut hinter dem Quadratum nicht zu einem Trommelfell umgebildet.

Auf der ziemlich ebenen Hinterfläche des Quadratus liegt direct der starke Depressor mandibulae, eine Lage, die auch dadurch ermöglicht wird, dass bei dem Fehlen eines Processus retroarticularis des Unterkiefers die Insertion des Muskels auch direct hinter dem Quadratum-Unterkiefergelenk liegt (Fig. 73). Der Muskel entspringt vom Paraquadratum¹⁾, die lateralen Fasern von der Haut, die vordersten von der dorsalen Hälfte der Hinterfläche des Quadratus.

Auch medial vom Muskel existirt keine Bindegewebsmembran, die ein Trommelfell darstellen könnte; desgleichen fehlt eine Einsenkung der Haut zwischen Quadratum und Depressor, die auf eine ehemalige äussere Gehörhöhle deuten könnte.

Trommelfell und äussere Gehörhöhle fehlen also vollständig.

1) GAUPP, Zur vergl. Anatomie d. Schläfengegend an knöchernen Wirbelthierschädeln, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 4, Heft 1, 1895.

Die Paukenhöhle¹⁾ communicirt mit der Rachenhöhle mittels einer sehr engen Oeffnung von nur $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ mm im Durchmesser, die etwas caudal vom Processus pterygoideus und lateral vom Basisphenoidium (Fig. 74) in der dorsolateralen Wand der Rachenhöhle liegt. Sonst wird die Paukenhöhle allseitig begrenzt. Da ein lateraler, caudal vom Quadratum liegender Theil ihr ganz fehlt, wie aus dem oben über den Depressor mandibulae Gesagten hervorgeht, so repräsentirt sie nur den medial von jenem Knochen gelegenen Abschnitt der Paukenhöhle der andern Lacertilier. Auch ist dieser Abschnitt wegen der geringen Entwicklung des Processus pterygoideus und des mehr caudalen als lateralen Verlaufs des hintern Endes des Os pterygoideum von innen nach aussen sehr flach; das Quadratum liegt nur sehr wenig lateral vom Schädel. Die von diesen Theilen und vom M. temporalis gebildete vordere und vor allem laterale Wand der Paukenhöhle nähert sich dorsal immer mehr der medialen, vom Schädel gebildeten Wand und stösst unter einem scharfen Winkel mit dieser zusammen, wodurch ein dorsaler Verschluss der Paukenhöhle entsteht. Eine eigentliche dorsale Wand fehlt, desgleichen eine Crista prootica, wohl aber besteht eine Kante auf dem Prooticum, dort, wo sich die zwischen Quadratum, Pterygoid und Prooticum ausgespannte Membran an letzteres heftet, von welcher nach vorn ein Theil des M. temporalis entspringt. Mehr caudalwärts wird die Paukenhöhle breiter und steht ihre mediale Wand dorsolateral schräger. Letzterer lagert sich ein medialer grosser Gelenkfortsatz des Quadratoms an. Caudal davon liegt die Ventralseite des Processus paroticus.

Die hintere Wand der Paukenhöhle wird ganz vom weit medialwärts vorspringenden Depressor mandibulae gebildet (Fig. 75 u. 76). Die Paukenhöhle wird medial vom Schädel begrenzt, der aber nicht so weit ventralwärts reicht wie die Paukenhöhle. Vorn liegt der M. pterygoideus, der auch vom Processus pterygoideus des Basisphenoids entspringt und mehr ventral als lateral gehend, mit seiner schmalen hintern Fläche die Paukenhöhle nach vorn begrenzt. Zwischen seiner lateralen Fläche und der vordern lateralen Paukenhöhlenwand, die dort vom hintern, zu einer verticalen Lamelle verbreiterten Ende des Os pterygoideum gebildet wird, liegt der vordere Theil der Paukenhöhle (vgl. Fig. 75 u. 76). Dieser Muskel bildet also eine mediale Wand für den

1) Dies wird schon von COMPARETTI in seinen „Observationes anatomicae de aura interna comparata“, 1789, und von STANNIUS in der „Zootomie der Amphibien“, 1856, angegeben.

vordern Abschnitt der Paukenhöhle, soweit diese ventral vom Schädel liegt. Von diesem Muskel bedeckt, aber deutlich von ihm getrennt, fand ich den *M. protractor pterygoidei*, der als kleiner, dicker Muskel vom Prooticum entspringt und sich an der medialen Fläche des *Os pterygoideum*, nahe dessen caudalem Ende inserirt (Fig. 76); er begrenzt den dorsalen vordern Theil der Paukenhöhle, caudal vom *Processus pterygoideus* des *Basisphenoids*, auch ein wenig medialwärts.

Nun bleibt ventral vom Schädel, zwischen dem *M. pterygoideus* und dem *Depressor mandibulae* eine medial und etwas ventral schauende Lücke, durch welche die Paukenhöhle in ausgedehnter Communication mit der Rachenhöhle stehen würde (Fig. 75), wenn nicht die Schleimhaut dieser beiden Höhlen durch Faltenbildung die Communication zu einer kleinen, runden Oeffnung verengerte (Fig. 74). Die Oeffnung liegt dorsal, in dem von dem Schädel und dem Hinterrand des *M. pterygoideus* gebildeten Winkel.

Die Falte entspringt hinten vom vordern Rande des *Episterno-cleido-mastoideus*, der dorsale Theil aber von dessen medialer Fläche; während sie dann, beinahe vertical, nach vorn geht, entsteht eine caudale Aussackung der Paukenhöhle zwischen dem *M. episterno-cleido-mastoideus* und den ihm aufliegenden Nerven und Gefässen an der lateralen Seite, und der Rachenhöhle an der medialen Seite, von letzterer nur durch eine doppelte Schleimhautfalte, die sehr spärliches, lockeres Bindegewebe zwischen sich fasst, getrennt (Fig. 77). So fand ich es bei zwei Individuen. Von aussen sieht man die Spitze dieser Aussackung hinter dem *Quadratum* hervortreten, wenn man den *Depressor mandibulae*, das 2. Zungenbeinhorn und dessen Muskeln und den *Episterno-cleido-mastoideus* entfernt hat (Fig. 78). Bei einem dritten Individuum aber waren diese Aussackungen ausserordentlich gross; ihre abgerundeten hintern Enden erstreckten sich bis medial von den Schultermuskeln und berührten sich in der Mittellinie dorsal vom viel engern *Oesophagus* (Fig. 79). Demgemäss lag hier jederseits im Halse ein Sack, der ausschliesslich durch ein zartes, aus Schleimhaut bestehendes, verticales Septum vom Vorderdarm getrennt ist (Fig. 80), vorn in die Paukenhöhle übergeht und dorsal bis medial vom *Levator scapulae* sich ausdehnt (Fig. 81, 82). Die Schleimhaut des Sackes sieht aus wie die der Paukenhöhle und ist etwas zarter als die der Rachenhöhle. Die Säcke reichten $10\frac{1}{2}$ mm caudal vom *Depressor mandibulae* und waren dabei 2 mm breit und etwa 3 mm hoch. Mit Luft gefüllt, bilden sie jederseits vom *Oesophagus* ein elastisches Polster; wegen der sehr engen Communication zwischen

Paukenhöhle und Rachenhöhle kann die Luft nicht schnell aus- resp. eintreten. Ihre Bedeutung ist mir nicht klar geworden.

Weder COMPARETTI¹⁾ noch WINDISCHMANN²⁾ noch STANNIUS³⁾ haben diese Säcke gefunden.

Die *Columella auris* wird schon von COMPARETTI⁴⁾, WINDISCHMANN⁵⁾ und STANNIUS⁶⁾ erwähnt und die Verbindung ihres distalen Endes mit dem Quadratum angegeben; aber nur PARKER⁷⁾ hat dieselbe ausführlich beschrieben und giebt auch gute Abbildungen. Da die Vergleichung mit den übrigen Lacertiliern hierbei wichtig ist, werde ich diese Arbeit aber erst im vergleichend-anatomischen Theil besprechen.

Die *Columella auris* geht vom Schädel aus lateralwärts, stark ventralwärts und etwas caudalwärts. Ihr distales Ende liegt auf der Hinterfläche des Quadratus, vom Depressor mandibulae bedeckt (Fig. 76, 83). Ihre sehr hohe Schleimhautfalte geht vom Processus paroticus ab, lateral vom Quadratum und dem Depressor mandibulae.

Der Stapes ist knöchern, die Extracolumella knorpelig. Ersterer ist kurz, mit deutlicher Fussplatte und grosser Markhöhle; er wird von einer dicken Schicht straffen Bindegewebes umgeben. Sein distales Ende trägt eine dünne, scharf conturirte Knorpelepiphyse, die an ihrem Rande in Periost übergeht und deutlich gegen die dicke Bindegewebsscheide abgegrenzt ist (Fig. 84). Diese Scheide wird immer dicker; es finden sich Knorpelzellen eingestreut, und zuletzt geht sie in den hyalinen Knorpel der Extracolumella über, welcher das Ende des Stapes berührt und dort eine scharfe Grenzlinie zeigt (Fig. 84). Stapes und Extracolumella sind also bestimmt gegen einander abgegrenzt, während die Knorpelepiphyse des erstern auf ein früheres Gelenk deutet, dessen Spalte aber nicht mehr ausgebildet wird.

Der von vorn nach hinten abgeflachte Stiel der Extracolumella ist etwa halb so lang wie der Stapes; näher seinem innern Ende entspringt von ihm ein breiter, flacher, knorpeliger Fortsatz und heftet

1) Observationes anatomicae de aura interna comparatae, 1789.

2) De penitiori auris in Amphibiis structura, 1831.

3) Handbuch der Zootomie, Amphibien, 1856.

4) l. c.

5) l. c.

6) l. c.

7) On the structure of the skull in the Chamaeleons, in: Trans. zool. Soc. London, 1881.

sich an das Quadratum, nahe dessen medialem Rande; dieser Fortsatz stimmt darin ganz mit einem Processus internus überein. Lateral geht der Stiel über in einen grossen, flachen, verticalen Knorpelbalken, der den Insertionstheil repräsentirt. Letzteres ist auch ersichtlich aus dem Vorkommen einer Sehne, die ihm von seinem ventralen bis zum dorsalen Ende aussen aufliegt und sich am Processus paroticus inserirt (Fig. 83), welche Sehne mit der von Lacertiliern beschriebenen Sehne der Extracolumella übereinstimmt. Vom ventralen Ende, das einer Pars inferior entspricht, geht ein Ligament zur Kapsel des Quadrato-articulare-Gelenks. Zu diesen beiden, den Insertionstheil befestigenden Ligamenten kommt noch ein drittes hinzu, das vom dorsalen Ende zum Periost des Quadratoms geht. Indem sich dort auch das dorsale, ligamentöse Ende des Processus internus inserirt, hat es den Schein, als ob Stiel und Processus superior durch ein Ligament verbunden wären, welches dann mit der Extracolumella eine Lücke umschliesst. PARKER spricht denn auch von einer Fenestra im Knorpel, aber die dorsale Seite derselben enthält gar keinen Knorpel und darf nicht als ein Theil der Extracolumella betrachtet werden (Fig. 84).

Den Processus internus hat PARKER nicht beschrieben, er bildet ihn aber als Ligament ab. Das Band vom Processus inferior zur Kapsel des Unterkiefergelenks kennt er gleichfalls nicht. Ueber die Trennung von Stapes und Extracolumella sagt er nur (p. 90): „where the bone ceases, there the extrastapedial region [d. i. die Extracolumella] begins, but any segmentation, which may have existed, is gone.“ Eine Verschmelzung des Knorpels mit dem Quadratum, welche GADOW¹⁾ angiebt, wie es scheint, nur nach PARKER's Beschreibung, in welcher ich aber diese Angabe nicht finde, besteht nicht. Die Sehne heftet sich an den Processus paroticus, nicht an das Quadratum, wie PARKER sagt.

Die Columella auris hat also (Fig. 83) eine ganz andere Stellung eingenommen als sonst bei Lacertiliern, alle wichtigen Abschnitte sind aber noch deutlich ausgebildet. Andeutungen eines Trommelfells im Bereich des Insertionstheils fehlen.

Die Länge der Columella von der Fussplatte bis zur Mitte des Insertionstheils beträgt 4 mm, bis zum ventralen Ende 6 mm.

Einen 4. Visceralbogen fand ich nicht. Der Zungenbeinbogen ist frei vom Schädel und hat keine Beziehungen zu der Paukenhöhle.

1) Modific. of the first and second visceral arches, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1888, p. 470.

Die Nerven hat FISCHER¹⁾ ausführlich beschrieben und abgebildet, doch finde ich Einiges anders als er; ferner sind einige Ergänzungen zu machen; auch sagt er, wie immer, nicht viel über den Verlauf der Nerven.

Der Facialis verhält sich im Allgemeinen wie bei den typischen Lacertiliern, nur tritt der Ramus palatinus dorsal vom Processus pterygoideus (Fig. 87) des Basisphenoids aus der Paukenhöhle, nicht durch einen Canal in dessen Basis.

Der Ramus communicans internus geht auf der medialen Paukenhöhlenwand, ventral vom Stapes, nach hinten und senkt sich in das Ganglion petrosum. Der hintere Hauptstamm des Facialis zieht dorsal über den Stapes und zerfällt in vier Aeste: 1) den Muskelast; 2) den Ramus recurrens, welcher, der Arteria facialis aufliegend, sich verzweigt und als sympathisches Geflecht auf dieser Arterie mit ihr aus der Paukenhöhle tritt; dabei giebt er einen Ast ab, der sich auf die Arteria dentalis inferior ventralwärts begiebt (Fig. 76); 3) den Ramus communicans externus, der, hinter der Columella auris ventral verlaufend, in das Ganglion petrosum tritt; 4) die Chorda tympani, die über der Columella auris nach vorn geht, dann durch die von PARKER als Fenestra beschriebene Lücke, lateral vom Processus internus, auf das Quadratum ventralwärts zieht bis zum Unterkiefer (Fig. 76), medial von der Sehne der Extracolumella, ohne Beziehungen zu dieser. Die Chorda tympani zeigt also denselben Verlauf, wie er bei *Varanus*, *Draco* und einigen andern Arten von mir beschrieben wurde. FISCHER (p. 35) sagt von der Chorda tympani: „Bei *Chamaeleo vulgaris* habe ich mich von ihrem Dasein nicht überzeugen können.“ VOGT's Beschreibung der Nerven²⁾ ist sehr ungenügend, vielleicht hat er den Anfang der Chorda tympani gesehen.

Der Glossopharyngeus tritt aus der Schädelwand in die Paukenhöhle durch ein eigenes, sehr feines Loch, ventral und caudal von der Fenestra utricularis. FISCHER (p. 38) giebt dies sehr richtig an, verneint auch ganz richtig die von BENDZ³⁾ angegebene Verschmelzung mit dem Vagus und Hypoglossus. Weiterhin nimmt der Glossopharyngeus einen Zweig vom Hypoglossus auf (nach FISCHER, p. 42,

1) Gehirnnerven der Saurier, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg, V. 2, 1852.

2) Beiträge zur Neurologie der Reptilien.

3) Bidrag til den sammenlignende Anatomi af Nervus glossopharyngeus, vagus, accessorius Willisii og hypoglossus hos Reptilierne, Kjöbenhavn 1843, p. 15.

kommt dieser Ast aus dem Vagus; nach seiner fig. 4, tab. 2 könnte der Ast aber wohl aus dem Hypoglossus kommen) und bildet darauf ein deutliches Ganglion petrosus, in welches auch die beiden Rami communicantes vom Facialis (siehe oben) treten. Aus dem Ganglion gehen der Glossopharyngeus und der Sympathicus hervor; der erstere legt sich dem Hypoglossus untrennbar an.

RATHKE ¹⁾ hat die Arterien von *Chamaeleon vulgaris* und einigen andern Chamaeleonten untersucht. Es heisst bei ihm p. 75: „Der dickere Ast einer jeden Carotis, der von einer Vena jugularis und einem Nervus vagus begleitet wird, und dem Kopfast anderer Schuppenechsen entspricht, geht neben der Speiseröhre nach vorn und oben zum Hinterkopf, giebt unterwegs keine Zweige ab und spaltet sich hinter dem Quadratbein in einer mässig grossen Entfernung von demselben in zwei ziemlich stark divergirende Endäste, die eine sehr ungleiche Dicke haben. Der eine von diesen dringt durch die Schädelgrundfläche in die Schädelhöhle ein. Der andere aber, der drei bis vier Mal dicker als jener ist und nach aussen von demselben liegt, giebt hinter dem Quadratbein einen Zweig ab, der sich in dem starken Musc. apertor oris verbreitet, geht darauf an der innern Seite des Quadratbeins nahe dem obern Ende desselben vorbei und sendet in seinem Verlauf mehrere Zweige aus, die für verschiedene nach aussen von der Hirnschale gelegenen Körpertheile bestimmt sind. Einer von ihnen, der ziemlich stark und lang ist, geht dicht vor der Gelenkverbindung des Quadratbeins mit dem Paukenbein nach oben, um sich in den sehr starken Mm. temporalis und masseter zu verbreiten. Ein anderer, aber etwas weniger dicker Zweig geht an der innern Seite des Quadratbeins nach unten und dringt in den Unterkiefer ein. Die übrigen Zweige habe ich nicht gehörig erkennen und verfolgen können.“

Diese Beschreibung stimmt mit meinen Befunden überein. Die Carotis theilt sich hinter dem Quadratum in einen dünnern ventralen und einen dickern dorsalen Zweig. Der dorsale geht lateralwärts und nach vorn und tritt in die Temporalgrube durch die gelenkige Verbindung des Processus paroticus mit zwei Fortsätzen des Quadratus (Fig. 83). Dies ist die Arteria facialis, die zu dem M. temporalis tritt und einen Zweig abgiebt, der, auf der lateralen Paukenhöhlenwand ventral verlaufend, nach vorn vom Os pterygoideum in die Temporalgrube tritt; es ist die von RATHKE als Arterie des Unterkiefers beschriebene Arteria dentalis inferior; sie wird von einem Aste

1) Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier etc., in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Abth. 2, V. 13.

des Ramus recurrens begleitet. Der ventrale Zweig der Carotis geht auf der lateralen Schädelwand, ventral vom Stapes, nach vorn (Fig. 76, 83) und alsdann in einen Knochencanal des Basisphenoids, an der Wurzel von dessen Processus pterygoideus. In diesem Canal theilt er sich in die Carotis cerebralis zum Gehirn und in eine kleinere Arterie zur Gaumengegend; hierin stimmt sie mit der Arteria palatino-nasalis, die RATHKE bei *Iguana* beschrieben hat, überein. Von *Chamaeleon* erwähnt RATHKE, wie aus dem obigen Citat ersichtlich, sie nicht.

Die Vena capitis lateralis verläuft durch die Paukenhöhle dorsal vom Stapes, dort, wo die laterale und mediale Paukenhöhlenwand zusammentreffen; vorn geht sie dorsalwärts vom Processus pterygoideus des Basisphenoids in die Gaumengegend über.

Eine äussere Oeffnung eines Recessus scalae tympani fehlt; an seiner gewöhnlichen Stelle findet sich nur das sehr kleine Loch für den Glossopharyngeus, der bei den Lacertiliern stets durch die äussere Mündung des Recessus heraustritt. Für Weiteres hierüber sei auf den vergleichend-anatomischen Theil verwiesen.

Rhynchocephalia.

Fam. *Hatteriidæ*.

33. *Sphenodon punctatus* GRAY.

Die Haut zieht continuirlich über die Ohrgegend hinweg; ein oberflächliches Trommelfell und eine äussere Gehöröffnung fehlen. Unter der Haut schliesst der Depressor mandibulae direct caudal an das Quadratum an (Fig. 85); der Sphincter colli liegt durchaus hinter ihm und bleibt ausser Beziehung zur Gehörgegend.

Zwischen Quadratum und Depressor senkt sich von der Haut ausgehendes Bindegewebe in die Tiefe, also dort, wo eine Einsenkung der Haut stattgefunden haben muss, wenn früher eine äussere Gehörhöhle existirt hat. Es breitet sich medial vom Muskel auf einer Aponeurose aus (Fig. 86), deren verticale Fasern ausgespannt sind zwischen dem Ende des Processus paroticus, dem Quadratum und einem dem lateralen Rand des Quadratoms¹⁾ aufliegenden Knochen und dem Processus retro-articularis des Unterkiefers. An der medialen Fläche

1) Wahrscheinlich ist, wie DOLLO und BAUR hervorheben, dieser Knochen ein Quadrato-jugale; vergl. darüber weiter unten.

der Membran, die von der unveränderten Schleimhaut der Paukenhöhle bekleidet wird, inserirt sich das distale Ende der Columella auris als nach unten vorn convexer Bogen. Vom hintern ventralen Ende derselben, etwa in halber Höhe des Hinterrandes der Aponeurose, verläuft in derselben ein runder Knorpelstab ventral: der Zungenbeinbogen (Fig. 86), von dessen caudalem Rande die Schleimhaut der Rachenhöhle nach hinten und medial sich erstreckt.

HUXLEY¹⁾ hat diese Aponeurose mit dem Trommelfell verglichen. Er sagt: „*Sphenodon* has no externally visible tympanic membrane; but on removing the integument which lies over the aural region and the anterior portion of the digastric muscle, the fibres of a strong aponeurotic expansion, which takes its place, are seen to pass from the posterior edge of the quadrate bone and from the angle of the mandible to the anterior margin of the anterior corner of the hyoid, the upper part of which is entirely cartilaginous. The hyoidean cartilage ascends behind the quadrate bone, with a slight backward convexity, until it has nearly reached the skull, and then appears to be suddenly bent into the form of a little scroll, with a backward concavity. The upper end of the scroll becomes connected with the skull; the concavity is filled up by aponeurotic fibres.“ Diese letztern Fasern bilden, wie ich bestimmt versichern kann, ein Ganzes mit dem übrigen, nach vorn vom Knorpel gelegenen Abschnitt der Membran; viele Fasern sind gemeinsam und gehen nur über den Knorpel hinweg. Ihr Verlauf ist vertical, nicht schräg, wie HUXLEY es beschreibt und abbildet (fig. 3).

GADOW²⁾ sagt darüber Folgendes: „There is no auditory opening visible externally, the outer skin covering the whole region, but underneath the skin we find the space between quadrate, mandible, and hyoid, closed by strong fibrous connective tissue, which represents an imperfect tympanum.“

GÜNTHER³⁾ dagegen sagt: „With the tympanum a tympanic cavity is entirely absent“, während es bei PETERS⁴⁾ heisst: „dass der Zungen-

1) On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia in the other Vertebrata, in: Proc. zool. Soc. London, 1869, p. 396.

2) On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homologies of the auditory ossicles, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1889, V. 179, p. 451.

3) Anatomy of Hatteria, ibid. 1867, p. 620.

4) Ueber die Gehörknöchelchen und ihre Verhältniss zu dem ersten

beinbogen mit seiner Biegung herabsteigend sich an den äussern hintern Rand des nicht durch ein Trommelfell nach aussen geschützten knorpeligen Hammers [=Extracolumella] anlegt“, und bei IWANZOFF¹⁾: „Bei *Hatteria* existirt das Trommelfell nicht.“ GAKUTARO OSAWA²⁾ spricht wiederholt vom „Trommelfell“, geht aber nicht weiter auf die hieran sich anknüpfenden Fragen ein.

Ich meinerseits sehe mit GADOW in der Aponeurose einen Theil des Trommelfells, und zwar seine mittlere Schicht, die bei den Thieren, welche ein deutliches Trommelfell besitzen, medial von der umgeänderten Schleimhaut der Paukenhöhle, lateral von der gleichfalls stark modificirten Haut bedeckt wird. Dass sie dieser Schicht, aber auch nicht mehr, entspricht, das geht aus Folgendem hervor:

1) Die Lage ist dieselbe, in so fern sie lateral die Paukenhöhle begrenzt. Die tiefe Lage, unter dem Depressor mandibulae, findet sich auch bei vielen Sauriern, z. B. *Anguis*, *Geckonidae*, *Mabuia*.

2) Dem entsprechend ist auch die Befestigung der Membran die gleiche. Mit den Geckoniden und *Uroplates* hat sie die Lage des Zungenbeinbogens an ihrem hintern Rande gemein. Nur inserirt er sich vorn unten nicht am Quadratum, sondern an dem diesen verdrängenden Quadrato-jugale, falls DOLLO's und BAUR's Auffassung dieses Knochens richtig ist.

3) Medial wird sie von der Schleimhaut der Paukenhöhle bekleidet, die ja die innere Schicht des Trommelfells bildet; dass diese nicht umgeändert ist, hängt damit zusammen, dass das Trommelfell nicht functionirt. Gleiches findet sich auch bei *Anguis*.

4) Die Extracolumella inserirt sich an ihr, und

5) Die Sehne derselben liegt in ihr (siehe weiter unten), wie bei den andern Lacertiliern.

Die fragliche Schicht erscheint hier zwar als starke Aponeurose. Hierin kann ich aber nur eine Umbildung sehen, welche zur bessern Befestigung des äussern Endes der Columella auris und des Zungenbeinbogens entstanden ist; die ganze Membran besteht aus denselben Fasern, aus welchen auch die Sehne der Extracolumella aufgebaut ist,

Zungenbeinbogen bei *Sphenodon punctatus*, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1874, p. 43.

1) Zur Anatomie der Knöchelchen des mittlern Ohres bei Amphibien und Reptilien, vorläufige Mittheilung, in: Anat. Anz., V. 9, 1894, p. 578 ff.

2) Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*, in: Arch. mikrosk. Anat., 1898, p. 520.

und letztere setzt sich zum Theil über die Extracolumella bis zum Unterkiefer fort, wie auch GADOW hervorhebt.

Fasriges Bindegewebe bedeckt sie aussen, und dieses geht vorn über in den schon erwähnten Bindegewebsstrang, der sich zwischen Quadratum und Depressor mandibulae fortsetzt, um lateral mit der Lederhaut untrennbar zusammen zu hängen. In diesem Strang fand ich einen Gang mit ziemlich beträchtlichem, von vorn nach hinten stark abgeflachtem Lumen. Dieser Gang reicht vom Corium bis zur Aponeurose, wo er sich zu einem flachen Raum verbreitert, der die Mitte des vordern Theils der Aponeurose bedeckt, nur durch eine dünne Schicht fasrigen Bindegewebes von ihr getrennt. Er wird von einem einschichtigen, sehr platten Epithel bekleidet. Ein Gefäss ist er nicht, denn er endet jederseits blind, auch communicirt er nicht mit den andern Gefässen, viel weniger noch enthält er, wie diese, Blutkörperchen. Auch haben seine wandständigen Epithelzellen einen andern Charakter, während sein Lumen viel zu weit ist; er müsste einen grossen Blutsinus bilden. Da der Gang ferner allseitig geschlossen ist, kann er auch keine Lymphspalte sein. Ich konnte ihn denn auch in einer Schnittserie immer leicht auffinden. Er endet lateral blind geschlossen, direct unter dem Corium, das sich rings um ihn nach innen fortsetzt; eine Verbindung mit der Epidermis habe ich nicht gefunden. Der etwa 5 mm lange Gang geht schräg von vorn nach hinten innen, ist in seiner Mitte $1\frac{1}{2}$ mm breiter, wird nach der Haut zu immer enger und erweitert sich auf der Aponeurose zu einer vertical gerichteten, $3\frac{1}{2}$ mm breiten Höhle.

Wenn man ihn mit der äussern Gehörhöhle von *Anguis* vergleicht, so findet man nur zwei Unterschiede. Erstens mündet dieselbe nach aussen, und zweitens wird sie von einem viel höhern Epithel ausgekleidet, das nahe der Oeffnung deutlich mehrschichtig ist, mit einem dünnen Stratum corneum. Doch glaube ich den Zustand von *Sphenodon* direct mit dem bei *Anguis* vergleichen zu können; bei erstem ist die Rückbildung nur noch weiter vorgeschritten, doch findet sich noch ein deutlicher, tief gelegener Rest des Trommelfells und eine sehr reducirte äussere Gehörhöhle. Da die epitheliale Bekleidung des letztern mit dem unterliegenden fasrigen Bindegewebe, soweit sie auf der Trommelfell-Aponeurose liegt, die äussere Schicht des Trommelfells repräsentirt, entspricht die Aponeurose nur der mittlern Schicht derselben.

Ueber die Paukenhöhle finde ich in der Literatur Folgendes.

Bei GÜNTHER¹⁾: „With the tympanum a tympanic cavity is entirely absent. The only remaining portion of this sphere of the ear is the Stapes; it lies in a groove of the exoccipital imbedded in cellular tissue between other soft parts immediately below the membrane of the auditory recess of the pharynx.“ Bei HUXLEY²⁾: „The aponeurotic expansion which has been mentioned [d. i. das Trommelfell] covers the outer end of the tympanic cavity“, und bei GADOW³⁾: „The tympanic cavity is represented by a large pharyngeal recessus.“ N. IWANZOFF⁴⁾ sagt noch: „Die Columella liegt ausserhalb und oberhalb der Eustachischen Höhle, die einen breiten Auswuchs nach vorn oben und ein wenig nach aussen bildet.“

In der That ist ein in weiter Communication mit der Rachenhöhle stehender Raum vorhanden (Fig. 88), der sich dorsal vom *M. pterygoideus* längs der Seitenfläche des Schädels nach vorn bis auf die Hinterfläche des Quadratus und bis zum Os pterygoideum ausdehnt, der lateral von der Aponeurose, d. h. von der Membrana tympani, begrenzt wird, also beinahe ebenso weit lateral reicht wie das Quadratum. Damit hat der Raum die gleiche Ausdehnung wie die Paukenhöhle bei vielen Lacertiliern, z. B. *Ophisaurus*, *Mabuia*, *Geckonidae*, bei denen das Trommelfell functionirt und wo die Paukenhöhle also nicht als rückgebildet betrachtet werden kann. Dies kann dem gemäss auch nicht von *Sphenodon* gesagt werden; hier ist vielmehr die Paukenhöhle gut ausgebildet und geräumig, und Bezeichnungen für dieselbe wie „Eustachische Höhle“ (IWANZOFF) oder „auditory recess“ (GÜNTHER) im Gegensatz zu „Paukenhöhle“ sind unrichtig; noch weniger darf man den Mangel einer Paukenhöhle als charakteristisch für *Sphenodon* aufführen (CLAUS, Lehrbuch der Zoologie, 1897, p. 801).

Durch den stark entwickelten, medial die lateroventrale Schädelkante beinahe berührenden *M. pterygoideus*⁵⁾ wird die Paukenhöhle ventral vollkommen begrenzt. Caudal fehlt ihr eine Wand, indem die Rachenhöhle sich nach vorn allmählich lateral und dorsal erweitert und bis zum Hinterrande des Trommelfells, welcher durch den etwas vorspringenden Zungenbeinbogen markirt wird, sowie zum ventralen

1) Anatomy of Hatteria, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1867, p. 620.

2) l. c. p. 397.

3) l. c. p. 467.

4) l. c. p. 583.

5) GAKUTARO OSAWA (in: Arch. mikrosk. Anat., 1898, 538) nennt diesen Muskel „*M. pterygoideus internus*“.

Rande des Processus paroticus reicht; nur ventral und medial wird vom Complexus minor, der sich dem Tuberculum spheno-occipitale inserirt, noch eine kleine Strecke caudaler Wand gebildet.

Medial bildet die seitliche Schädelwand vom Processus pterygoideus des Basisphenoideums vorn bis zum Tuberculum spheno-occipitale hinten eine vollkommene Begrenzung, indem der ventral davon liegende vordere, mediale Abschnitt der Communication mit der Rachenhöhle zu einer sehr engen Spalte (Fig. 88) reducirt ist. Diese Wand schaut lateral, ventral und nach vorn (Fig. 89) und wölbt sich um die lateral und etwas caudal schauende Fenestra utricularis stark vor. Auffallend an ihr ist ein knorpliger Abschnitt, der zwischen Basisphenoideum, Prooticum, Pleuroccipitale und Paroccipitale, ventral von der Fenestra utricularis, dorsal vom Tuberculum spheno-occipitale auftritt, auch bei ganz ausgewachsenen Individuen. BRÜHL¹⁾ fand an dieser Stelle ein Loch, das wohl dadurch entstanden ist, dass durch Maceration der Knorpel verloren ging. Er sagt darüber Folgendes: „Die bei den Embryonen aller Echsen vorhandene, einer grossen Spalte gleichende Lücke zwischen Pleuroccipitale und Otosphenoid [Prooticum], die später durch Untertheilung mittels einer Knochenbrücke [der Laqueus Owenii BRÜHL's] in die Fenestra vestibularis und Fenestra cochlearis zerfällt wird, erhält sich bei *Hatteria* in weit grösserer Ausdehnung als bei allen andern mir bekannten Echsen, eine übrigens beim Gehör der Reptilien noch genauer zu untersuchende Thatsache.“

Diese Fenestra cochlearis besteht also bei *Sphenodon*, wie BRÜHL sie angiebt und abbildet, nicht. F. SIEBENROCK²⁾ erwähnt schon den Knorpel; mit BRÜHL's Angaben vergleicht er seinen Befund aber nicht. Von dieser seitlichen Schädelwand geht hinten dorsal der Processus paroticus ab, der caudal die dorsale Paukenhöhlenwand bildet. Nach vorn von ihm bilden die mediale und vordere laterale Wand, die unter spitzem Winkel in einer von hinten, lateral nach vorn, medial und ventral ziehenden Linie zusammenstossen (Fig. 89), einen dorsalen Verschluss der Paukenhöhle. Die schräg nach unten vorn schauende Fläche des Processus paroticus zeigt eine Aushöhlung, die medial am tiefsten ist, lateral allmählich verstreicht und von BRÜHL und SIEBEN-

1) Zootomie aller Thierclassen, Lief. 48, tab. 149: Eigenthümlichkeiten des *Hatteria*-Kopfes, C, 4.

2) Zur Osteologie des *Hatteria*-Kopfes, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 102, Abth. 1, 1893, p. 261. — GAKUTARO OSAWA giebt auch das Vorkommen von Knorpel an dieser Stelle an, in: Arch. mikrosk. Anat., 1898, p. 495, 520.

rock als Sulcus columellae aufgeführt wird. Die vordere Wand, die vertical und sehr schräg von vorn und medial nach hinten und caudal steht, unter einem Winkel von 45° mit der Medianebene, ist beinahe ganz knöchern. Nur zeigt der Theil des Quadratum, welcher lateral vom eigentlichen Körper dieses Knochens, also von dem vom Processus paroticus gerade ventral bis zum Unterkiefer gehenden, dickern Theil derselben liegt, demnach die laterale, hier sehr massive Lamelle oder Concha, eine grosse, ovale Lücke, die verschlossen wird von einer Membran, von welcher Fasern des M. temporalis entspringen (Fig. 90). Der dieses Loch lateral begrenzende Knochenstab gehört nicht zum Quadratum, sondern ist nach DOLLO¹⁾ und BAUR²⁾ das Quadratojugale. GAKUTARO OSAWA³⁾ nennt ihn Tympanicum und sucht dann darzulegen, dass er dem Paraquadratum homolog sei. Dorsal fand ich eine deutliche Naht, ventral vom Loch aber nicht (Fig. 90). Das Trommelfell inserirt sich theilweise an diesem Knochen. Die Schleimhaut der Paukenhöhle wird in die Lücke eingestülpt.

Medial vom Körper des Quadratum dehnt sich eine Knochenlamelle aus, deren ventraler innerer Rand vom Os pterygoideum gebildet wird, welches durch Naht mit ihr verbunden ist; die Lamelle reicht bis sehr nahe an das Prooticum und den Processus paroticus und ist mit diesen durch einen schmalen Streifen sehr festen, straffen Bindegewebes verbunden. Nach BRÜHL und nach GAKUTARO OSAWA, der aber offenbar nicht wusste, dass hier eine Frage vorlag, gehört die Lamelle beinahe ganz dem Quadratum an; auf der Hinterfläche zeigt sie aber eine deutliche Grenze gegen das Quadratum, indem ihr medialer, grösster Abschnitt auf letzterm zu liegen scheint und sie, plötzlich endigend, dort eine laterale Kante zeigt (Fig. 89). Dies stimmt mit der Angabe GÜNTHER's⁴⁾ überein: „Very remarkable is the form of the os quadratum and its junction with the hindpart of

1) Quatrième note sur les Dinosauriens de Bernissart.

2) Das Quadrato-jugale von Sphenodon, in: Anat. Anz., 1886, No. 238.

3) Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata, in: Arch. mikrosk. Anat., 1898, p. 499, 511. Obwohl auch bei einigen Agamiden und bei *Iguana* das Paraquadratum sich an der Umgrenzung der Paukenhöhle betheiligt (Fig. 36), scheint mir die von GAKUTARO OSAWA befürwortete Homologie sehr fraglich, und glaube ich einstweilen noch an der Deutung von BAUR und GAUPP (in: Morph. Arb., V. 4, 1895) festhalten zu müssen. Darauf kann ich hier aber nicht näher eingehen.

4) Anatomy of Hatteria, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1867, Part 2, p. 4.

the pterygoid; both bones are much dilated, forming a vertical plate composed of two laminae, the laminae being immoveably united by suture, the quadrate being the anterior plate, the pterygoid the posterior.“ Bei BRÜHL habe ich über diese Meinung GÜNTHER's nichts finden können. Die von ihm angegebene Grenze des Os pterygoideum gegen die Lamelle habe ich nicht gefunden; auf der Hinterfläche waren sie bestimmt nicht gegen einander abgegrenzt.

HUXLEY¹⁾ sagt hierüber: „The quadrate bone is immoveably fixed, not merely by ankylosis with the squamosal quadrato-jugal, and pterygoid, but by the ossification of the strong membrane, which, in Lizards in general, extends between the quadrate, the pterygoid, and the skull, and bounds the front walls of the tympanum.“ Hiergegen spricht das Fehlen einer bestimmten Grenze gegen das Os pterygoideum sowie einer Grenze zwischen der vordern Lamelle GÜNTHER's und dem Quadratum. Auch spricht hiergegen, dass medial die Verbindung mit dem Schädel noch durch straffes Bindegewebe vermittelt wird, welches diese „Membran“ repräsentirt, und in welcher die Knochenlamelle mit sehr bestimmtem Rande endet. Von der Hinterfläche des ventralen Abschnitts der Lamelle entspringt ein Theil des M. pterygoideus, der die ventrale Wand der Paukenhöhle bildet. Ein M. protractor pterygoidei fehlt; bei der unbeweglichen Verbindung des Os pterygoideum mit dem Processus pterygoideus des Basisphenoids ist die durch ihn ausgeführte Bewegung verfallen. Wohl entspringen dorsal von dem Processus pterygoideus Muskelfasern, aber diese ziehen zum Unterkiefer und sind gegen den M. pterygoideus nicht begrenzt. GADOW²⁾ beschreibt die vordere Wand der Paukenhöhle: „The tympanic cavity is represented by a large pharyngeal recessus. The membranous walls of this recessus are attached as follows. The anterior wall lines the whole of the posterior aspect of the broad quadrate, and (?) it closes the space between the inner brim of the quadrate, the pterygoid, and the anterior ventral sharp edge of the exoccipital bone. This wall lies consequently in front of the columellar rod.“ — Wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, besteht kein Raum zwischen Quadratum, Pterygoideum, Processus paroticus und Occipitale laterale (Exoccipitale), demnach kann dieser auch nicht von der membranösen Wand der Paukenhöhle verschlossen werden.

1) Anatomy of vertebrated animals, 1871, p. 225.

2) On the modification of the first and second visceral arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1889, p. 467.

Weiter sagt GADOW: „The posterior wall of the recessus is spanned out between the sharp lateral brim of the conjoint exoccipital bone and the basisphenoidal lateral process; thence it extends to the posterior angle of the mandible, and to the posterior inner surface of the hyoid up to the quadrato-exoccipital junction. This wall lies consequently behind the columella.“ Wie schon gesagt, fehlt eine hintere Paukenhöhlenwand, und wie die von GADOW angegebene hintere Wand verlaufen, auf welchen festen Theilen dort die Schleimhaut liegen soll, ist mir aus seiner Angabe nicht deutlich geworden.

Lateral von der Paukenhöhle liegt die mehr genannte Aponeurose: die Membrana tympani.

Ihre Schleimhaut, die etwas zarter als die der Rachenhöhle ist, an der Communicationsöffnung von letzterer aber nicht abgegrenzt werden kann, überzieht, den Unebenheiten ziemlich genau folgend, die gesammte Umwandung der Paukenhöhle. Die Columella auris liegt in einer Schleimhautfalte, die lateral deutlich ist, medialwärts, niedriger werdend, verstreicht. Der Sulcus columellae ist viel zu flach, um die Columella ganz aufzunehmen. Lateral wird er von der Sehne der Extracolumella (siehe weiter unten) ausgefüllt und liegt die Columella in einer ziemlich hohen Schleimhautfalte an der dorsalen Wand der Paukenhöhle (Fig. 89, 90). Wohl ist dort das Bindegewebe zwischen Schleimhaut und Knochen etwas mehr entwickelt, aber von einer Einbettung der Columella auris in „cellular tissue“, wie GÜNTHER ¹⁾ angiebt, kann man nicht sprechen; noch unrichtiger ist, was BRÜHL ²⁾ darüber sagt, nämlich: „Das Pleuroccipitale besitzt an seinem proximalen Umfang eine frontal erstreckte, lange, sehr tiefe Rinne zur Einbettung der ganzen relativ grossen Columella; bei keiner andern Echse ist dieser Sulcus, obgleich immer mehr minder, wenigstens in seinem Anfang vorhanden, gleich lang und tief, welche Thatsache wohl mit dem Mangel eines entschiedenen Cavum tympani zusammenhängt und der hierdurch bedingten Nothwendigkeit, die Columella auf andere Weise sicher unterzubringen.“ Bei meinem Individuum ist die Rinne nicht besonders lang und tief, die Columella ist viel zu gross und dick, um in sie aufgenommen zu werden, und liegt in dem entschieden vorhandenen Cavum tympani.

1) Anatomy of Hatteria, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1867, Part 2.

2) Zootomie aller Thierclassen, Lief. 38, tab. 149: Eigenthümlichkeiten des Hatteria-Kopfs, C 3.

Die beinahe senkrecht zur Medianebene stehende, von innen nach aussen etwas ventral und caudal gehende *Columella auris* besteht aus einem knöchernen Stapes und einer knorpiligen *Extracolumella*, die mit dem dorsalen Ende des Zungenbeinbogens eine bis zur *Membrana tympani* reichende Platte bildet.

Der Stapes ist ein starker, etwas gebogener Stab von 9 mm Länge und 1 mm Durchmesser (die Kopflänge des untersuchten Individuums betrug 56 mm), mit grosser, elliptischer, 4 auf $2\frac{3}{4}$ mm messender, flacher Fussplatte, welche einen knorpiligen Saum hat, die *Fenestra utricularis* vollkommen ausfüllt und sehr straff mit ihr verbunden ist. Nahe ihrem dorsocaudalen Rande geht sie in den Stiel über (Fig. 89), der distal plötzlich mit rauher Fläche in eine $1\frac{1}{3}$ mm hohe Knorpel-epiphyse übergeht. Von der *Extracolumella* bleibt diese Epiphyse durch eine quere, mit etwas Bindegewebe ausgefüllte Gelenkspalte getrennt (Fig. 90), welche ich nur nach Entfernung des Perichondriums zu sehen bekam. Dieses Perichondrium, das die Gelenkkapsel bildet, wird nicht durch straffe Fasern verstärkt.

Die *Extracolumella* erweitert sich lateral zu einer sehr flachen, gebogenen, nach hinten oben concaven, hyalinknorpiligen Platte, von deren caudalem ventralem Ende der Zungenbeinbogen, der gegen die Platte abgegliedert ist, abgeht (Fig. 90, 91). Die Länge der Platte beträgt von innen nach aussen $3\frac{2}{3}$ mm; dorsal liegt sie dem *Quadratum* eng an und berührt ein kleines, hyalinknorpeliges Stückchen, das caudal wieder einem umfangreichen, auf dem *Processus paroticus* ruhenden hyalinknorpiligen Stück anliegt (Fig. 90, 91). Dorsal zeigt sie ein rundes Loch, medial begrenzt von einer Knorpelbrücke, die beim untersuchten Exemplar eine Unterbrechung zeigt. Ob diese hier durch Bindegewebe vervollständigt war oder ob es eine bei der Präparation künstlich hervorgerufene Discontinuität ist, kann ich nicht entscheiden (Fig. 90). Lateral zeigt die Platte ganz dieselbe Beschaffenheit wie der mediale, unzweifelhaft einer *Extracolumella* entsprechende Theil. Ein Fortsatz vom proximalen Ende desselben zum *Quadratum*, wie der *Processus internus* der Lacertilier, fehlt. Von der Ventralfläche des *Processus paroticus*, vom lateralen Theil des *Sulcus columellae* ab, entspringt eine dicke Sehne (Fig. 89), die lateral die Aponeurose erreicht und, in dieser ventral verlaufend, mit der medialen Hauptmasse ihrer Fasern sich am distalen Rande der Knorpelplatte, etwa in deren Mitte inserirt, mit ihren oberflächlichsten, lateralen Fasern aber über die Platte ventralwärts zieht und den *Processus retroarticularis* des Unterkiefers erreicht (Fig. 86). Der Ver-

lauf der Sehne ist parallel mit den Fasern der Aponeurose, und während ihr dorsaler Abschnitt ziemlich deutlich gegen diese abgegrenzt ist, vor allem am vordern Rande, wo die Aponeurose auf dem Knorpel eine Unterbrechung zeigt (Fig. 86), ist dies mit dem ventralen Abschnitt, der sich nach unten allmählich verbreitert, nicht mehr der Fall. Dieser Abschnitt gehört zu der Aponeurose, und daraus leite ich ab, dass letztere ganz als eine Ausbreitung des zur mittlern Schicht des Trommelfells gehörenden distalen Abschnitts der Sehne entstanden ist, und zwar zur bessern Befestigung der Columella auris sowie des dorsalen Endes des Zungenbeinbogens. Dass die Sehne derjenigen der Extracolumella der Lacertilier zu vergleichen ist, folgt unzweifelhaft aus dem gleichen Ursprung vom Processus paroticus.

Wegen der grossen Bedeutung, die man bei *Sphenodon* der Verbindung der Columella auris mit dem Zungenbeinbogen zuerkannt hat für die Entscheidung der Frage nach der Homologie der Gehörknöchelchen, war diese Verbindung mehrfach Gegenstand der Untersuchung.

In der Literatur finde ich hierüber folgende Darlegungen:

GÜNTHER¹⁾: „The stapes terminates at its outer extremity in a subsemicircular cartilaginous disk, to which the outer horn of the hyoid bone is attached by a fibro-cartilaginous ligament.“

HUXLEY²⁾: „The hyoidean cartilage ascends behind the quadrate bone, with a slight backward convexity, until it has nearly reached the skull, and then appears to be suddenly bent into the form of a little scroll with a backward concavity. The upper end of the scroll becomes connected with the skull. The aponeurotic expansion, which has been mentioned, covers the outer end of the tympanic cavity; when it is removed, the proximal end of the cornu of the hyoid is seen to expand and becomes converted into a broad plate of cartilage, the curved margin of which gives rise to the ‚scroll‘. Internally the plate is continued into the stem of the stapes, and speedily becomes ossified. There can be no doubt, therefore, that it corresponds with the extrastapedial cartilage of the crocodile [= Insertionstheil der Extracolumella bei diesen Thieren]. What answers to the axehead-shaped suprastapedial cartilage of the crocodile is the upper process of the cartilaginous part of the stapes, which, however, passes into

1) Contribution to the anatomy of Hatteria, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1867, p. 620.

2) On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia in the other Vertebrate, in: Proc. zool. Soc. London, 1869, p. 395.

the extrastapedial cartilage externally and above, so as to enclose a foramen [das Loch in der Knorpelplatte in meiner Fig. 90]. On the left side, the suprastapedial process was fibrous at a point *b* [an der Stelle, wo ich eine Discontinuität fand]. Superiorly the suprastapedial cartilage is directly continued into the cartilaginous termination of the parotic process of the skull, in which granular osseous matter is deposited.“

„Thus the suprastapedial turns out to be nothing more than the proximal end of the hyoidean arch, while the Stapes and its appendages are exclusively related to this arch, and have nothing whatever to do with the mandibular arch.“

PETERS¹⁾: „Durch die nur dieser Sauriergattung [*Sphenodon*] eigenthümliche geringe Entwicklung und feste Verbindung des obern Theils des Quadratbeins mit dem Os mastoideum ist dieses letztere so aus seiner gewöhnlichen Lage verrückt, dass die Stelle, von welcher der mit dem ersten Zungenbeinbogen zusammenhängende knorplige Processus styloideus ausgeht, nicht, wie gewöhnlich, weit hinter dem Gehörknöchelchen, sondern gerade über und selbst ein wenig vor demselben gelegen ist. Die Folge davon ist, dass der Zungenbeinbogen mit seiner Biegung herabsteigend sich an den äussern hintern Rand des nicht durch ein Trommelfell nach aussen geschützten Hammers [= Extracolumella mihi] anlegt und mit ihm durch Bindegewebe verbunden, theilweis vielleicht auch an ihm angewachsen ist. Dieses Verhalten lässt sich auch noch aus der verschiedenen Beschaffenheit der Knorpel erkennen, indem die Fasern des Zungenbeinbogens weicher sind und eine andere Richtung haben als die des Hammers, dessen härtere Fasern fortgesetzt sich mit denen des Zungenbeinbogens kreuzen. Mit dem innern Fortsatz des Hammers [d. i. dem Suprastapedial HUXLEY's] verbindet sich aber der Zungenbeinbogen gar nicht, sondern geht über demselben hinweg, ohne ihm angeheftet zu sein. Diese Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Hammer ist daher nicht eine primäre, sondern eine secundäre.“

BALFOUR²⁾: „From an examination of a specimen [of *Sphenodon*] in the Cambridge Museum, I do not feel satisfied that the fusion (of the upper end of the hyoid with the columella) is not secondary, but

1) Ueber die Gehörknöchelchen und ihre Verhältnisse zum ersten Zungenbeinbogen bei *Sphenodon punctatus*, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1874, p. 43.

2) A treatise of comparative embryology, V. 2, p. 589, 2. ed., 1885.

have not been able to examine the junction of the hyoid and columella in section.“

G. BAUR ¹⁾: „PETERS hat in der That recht. Der Hammer (Stapesknorpel) entsteht nicht vom Hyoidbogen aus; die Verbindung mit demselben ist secundär. Mein Material bestand aus drei in Alkohol conservirten Exemplaren von *Sphenodon*; von dem Exemplar a habe ich die betreffenden Theile auf beiden Seiten herauspräparirt, an b und c nur die rechte Seite. Unter der Lupe untersucht zeigte sich, dass der Stapes sich dicht an den knorpligen Theil des Stapes anlegte, ja zum Theil mit demselben verwachsen war. Um nun ganz sicher zu gehen, wurden von den Präparaten von Exemplar a und b Schnittserien hergestellt. Es zeigte sich, dass der Zungenbeinbogen vom eigentlichen Hammer frei war, trotzdem er sich eng an den vordern Rand des Stapesknorpels anlegte. Die Verhältnisse sind hier allerdings auch an Schnitten nicht so deutlich, als ich erwartet hatte. Und die Untersuchung von *Sphenodon* allein hätte für mich die Entscheidung der Sache unmöglich gemacht.“

GADOW ²⁾: „Specimen A, apparently adult. The extracolumellar cartilage [= knorplige Endplatte = Extracolumella] has no foramen whatever, nor it is attached to the cranium directly, except by a strong ligament, . . . The long infrastapedial process is jointed to the top end of the slender hyoid cartilage. . . . Specimen B . . . As in specimen A, the extracolumellar cartilage does not touch the cranium, but its infrastapedial process passes without a break into the hyoid. . . . Specimen C is of the greatest importance. The slender hyoid is continued as a curved 'scroll' along the anterior and lower margin of the extracolumellar cartilage upwards to the parotic corner, where it does not fuse with, although it directly touches, the cranial cartilage. Moreover, there is a foramen, although far smaller than that of HUXLEY's and PETERS' specimens, it being of the size of a pinhole only. This foramen, which is absent in specimens A and B, and the circumstance that in specimen C as well as in HUXLEY's and PETERS' specimens the hyoid is continued up to the cranium, strengthen PETERS' view that this foramen is formed by the hyoid and by the extracolumellar processes. The hyoid is fused with the margin of the extracolumellar cartilage and causes a thickening of its margin. Stained

1) Ueber das Quadratum der Säugethiere, in: Biol. Ctrbl., V. 6, 1887, p. 54.

2) l. c. p. 467.

microscopical sections show this fusion to be a secondary one. The cartilaginous cells of the thick margin run in the same direction as the whole hyoid, whilst those of the extracolumellar plate run at right angles to them; moreover in another specimen, which likewise possessed the cranio-hyoid connection, the cells showed the arrangement represented in fig. 11 C 1 [das ist gleich der vorigen Art]. Similar sections through specimens A and B show only a uniform arrangement of the cells from the stem of the extracolumellar piece to its margin. Another important point in specimen C is that the hyoid does not form the continuation of the lower or infrastapedial process itself, but that this latter is free, it being situated somewhat more inwards. We conclude therefore:

„1) That the fusion of the hyoid with the extracolumellar cartilage is a feature acquired secondarily and owing to juxtaposition.

„2) That the proximal end of the hyoid was originally connected with the parotic cartilage of the cranium, and that

„3) This contact connection disappeared (specimens A, B, D), whilst the hyoid portion remained — be it fused or not fused with the extracolumellar — or disappeared (specimens A and D).“

IWANZOFF ¹⁾: „*Hatteria* bietet die interessante Eigenthümlichkeit, welche schon mehrmals die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat, dass die Columella derselben mit ihrem distalen Ende unmittelbar in das Hyoideum übergeht, anschaulich zeigend, dass die Columella nichts anderes als der abgegliederte und modificirte obere Theil des Hyoidbogens ist.“ IWANZOFF betrachtet also die Verbindung bei *Sphenodon* als eine primäre.

KILLIAN ²⁾ betrachtet die Verbindung als der embryonalen Stapes-Hyoidbogen-Verbindung der Säugethiere und Reptilien gleichwerthig, stimmt somit darin mit HUXLEY überein; warum er dies aber thut, wird nicht näher aus einander gesetzt. Er fand eine vollständige Continuität von Extracolumella und Zungenbeinbogen, und dann sagt er p. 649: „Die von den Autoren in dieser (der Knorpelplatte) gesehenen besondern Differenzirungen mit offenbar secundärer Natur treten erst bei ältern Individuen als den mir zur Verfügung gestandenen auf.“ Dies ist eine befremdende und gänzlich unbewiesene Behauptung.

1) Zur Anatomie der Knöchelchen des mittlern Ohres bei Amphibien und Reptilien; vorl. Mitth., in: Anat. Anz., V. 9, 1894, p. 583.

2) Die Ohrmuskeln des Krokodiles, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890, p. 647, 649.

GAKUTARO OSAWA¹⁾ betrachtet die Verbindung als secundär, so weit er im Stande war, ohne Benutzung von embryonalem Material eine eigene Ansicht zu gewinnen; er giebt aber nur eine sehr kurze Auseinandersetzung der Frage, da er z. B. die Arbeit GADOW's nicht kennt.

Ich selbst fand, wie oben schon beschrieben, eine Platte mit einem Loch darin, deren nicht gegen den übrigen Theil abgegrenzter Rand bis zum Schädel reicht, um sich mit ihm zu verbinden. Auch auf einer Schnittserie war es mir unmöglich, Zungenbeinbogen und Extracolumella gegen einander abzugrenzen; von einer verschiedenen Richtung in der Lagerung der Knorpelzellen sah ich nichts. Mein Individuum stimmte darin mit dem von HUXLEY beschriebenen überein. PETERS und GADOW (Exemplar C) beschreiben aber 2 Exemplare, bei denen eine Trennung zwischen Extracolumella und dem längs deren Rande zum Schädel gehenden Zungenbeinbogen bestimmt ausgesprochen war; auch auf Schnittserien war das mehr oder weniger deutlich (GADOW, BAUR); dies nöthigt uns, eine secundäre Verbindung derselben anzunehmen. Das Fehlen der Trennungslinie bei andern Individuen (HUXLEY; GADOW, A und B; IWANZOFF; KILLIAN und dem meinigen) beweist nur, dass diese verschwinden, die Verschmelzung beider also sehr vollkommen sein kann; GADOW's Befunde (Individuum A und B, l. c. und seine Abbildungen) machen sogar einen Ausfall eines Theils des Zungenbeinbogens wahrscheinlich; BAUR's Exemplare nehmen eine Mittelstellung ein.

IWANZOFF und KILLIAN²⁾ sprechen von der Verbindung als von einer primären, sonst neigen die spätern Untersucher, PETERS, BAUR, GADOW, OSAWA, zur entgegengesetzten Auffassung oder sprechen Zweifel aus, wie BALFOUR. Für die verschiedenen Befunde giebt die grosse Variabilität, wie sie vor allem aus GADOW's Arbeit hervorgeht, eine Erklärung.

Es giebt aber noch andere Gründe, um deren willen man das Verhalten bei *Sphenodon* als ein secundäres betrachten muss. Schon BAUR hebt hervor, wie leicht man dasselbe vom Zustande der Geckoniden ableiten kann, und dies macht es für ihn zur Gewissheit, dass wir es bei *Sphenodon* nur mit einem abgeleiteten Zustande zu thun haben. Aus dem Vorkommen eines, wenn auch reducirten Trommelfells und einer rudimentären äussern Gehörhöhle (siehe oben) folgt,

1) Beiträge zur Anat. d. Hatteria punctata, in: Arch. mikr. Anat., 1898, p. 520.

2) l. c.

dass *Sphenodon* früher ein tief liegendes, functionirendes Trommelfell gehabt hat. Dies kann aber doch wohl nicht functionirt haben, wenn der Zungenbeinbogen quer hindurch ging und sich mit dem Gehörknöchelchen verband. Die Membran, die, um schwingungsfähig zu sein, auch zart gewesen sein muss, worauf auch die tiefe Lage hinweist, würde bei jeder Bewegung des Zungenbeinapparats, bei jeder Schluckbewegung zerrissen sein. Auch diese Erwägung spricht für den secundären Charakter der Zungenbeinverbindung, die erst zu Stande kommen konnte, als das Trommelfell seine ursprüngliche Function aufgegeben hatte.

Das Vorkommen einer Sehne der Extracolumella, die bei den Lacertiliern durch ihre Elasticität die Mitte des Trommelfells, mittels der Columella, nach aussen zieht und die Membran spannt, deutet auch auf einen früher mehr Lacertilier-artigen Bau dieser Theile bei *Sphenodon* hin. Jetzt dient die Sehne bloss zur Befestigung. Ich denke mir den Gang der Veränderungen des schalleitenden Theiles des Gehörorganes bei *Sphenodon* folgendermaassen: Die äussere Gehöröffnung schloss sich, die Höhle wurde rückgebildet, und damit verschwand auch die äussere Schicht des Trommelfells beinahe vollständig; seine innere Schicht behielt den Charakter der übrigen Paukenhöhlenschleimhaut. Der in ihrem hintern Rande, vom Processus paroticus ventral sich erstreckende Zungenbeinbogen wurde durch die mittlere Schicht besser befestigt, nach vorn gezogen und kam auf das Ende der Columella auris zu liegen. Dabei bildete sich die mittlere Schicht des Trommelfells, die nicht mehr eine zarte, elastische Membran zu bleiben brauchte, zu einer festen, unbeweglichen Verbindung um, zwischen Zungenbeinbogen und Columella auris, deren laterales Ende erst frei in der Membran lag. Dies geschah wahrscheinlich durch eine Ausdehnung der Fasern der Sehne der Extracolumella über die ganze Fläche des Trommelfells. Dass dabei eine innige Verschmelzung des Zungenbeinbogens mit der Extracolumella, die beide aus hyalinem Knorpel bestehen, zu Stande gekommen ist, wenigstens bei vielen Individuen, hat nichts Befremdendes.

Das Verhalten bei *Sphenodon* ist also secundär entstanden durch Rückbildung, die von der äussern Gehöröffnung und -höhle ausging, bei welcher durch die tiefe Lage des Trommelfells eine Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Columella auris leicht hervorgerufen ward.

Der Nervus facialis (Fig. 92) tritt weit vorn in der Paukenhöhle zu Tage (Fig. 89); dort liegt sein Ganglion, von dem 2 stärkere und ein feines Aestchen abgehen, und zwar:

I. Der Ramus palatinus, der nach vorn längs der medialen Paukenhöhlenwand und darauf ventral über den Processus pterygoideus des Basisphenoids, in Bindegewebe eingebettet und nur von der Schleimhaut bedeckt, zur Palatingegend zieht; er geht also nicht durch einen Knochencanal ¹⁾).

II. Der hintere Hauptstamm geht dorsal durch die Paukenhöhle caudalwärts und spaltet sich nach vorn oben von der Columella auris in 3 Aeste:

a) den starken Muskelast, der weiter caudalwärts verläuft und nach hinten vom Zungenbeinbogen zu seinen Muskeln, dem Depressor mandibulae, Stylohoideus etc. tritt (Fig. 86).

b) Die Chorda tympani (Fig. 91), die gleichfalls dorsal von der Columella auris caudalwärts zieht, darauf lateral abbiegt, um ventral und medial von der Sehne der Extracolumella, lateral vom Zungenbeinbogen, zwischen diesen beiden hindurch zu gehen. Darauf zieht sie wieder nach vorn bis zum Quadratum und auf dessen Hinterfläche medial vor ihrem Loch, unter die Schleimhaut der Paukenhöhle, darauf ventral und zwischen den Fasern des M. pterygoideus, hinter dem Unterkiefergelenk in ihren Unterkiefercanal. Letzteres beweist zur Genüge, dass wir es mit der Chorda tympani zu thun haben; sehr fremdartig ist aber ihr weit lateraler Verlauf. Wo sie über den Zungenbeinbogen geht, zeigt die Aponeurose eine Lücke und liegt, wenn man den Depressor mandibulae abpräparirt, nur noch in spärlichem Bindegewebe, so dass man sie dort bequem auffinden kann (Fig. 86).

GAKUTARO OSAWA ²⁾) giebt von diesen Nerven folgende Beschreibung: „Die Chorda tympani giebt nach ihrem Abgang vom R. posterior einen feinen R. communicans ab, welcher mit einem gleichen aus dem Plexus pharyngeus zu einem feinen Nerven sich verbindet und kleinere Zweige an das Trommelfell entsendet [diese Aeste habe ich nicht gefunden]. Darauf legt sie sich dann an die mediale Fläche desselben an, halbirt diese in der dorsoventralen Richtung und kommt an dessen unterm Rande zum Vorschein. Nunmehr wendet sie sich um den hintern Rand des Quadratus herum zur medialen Seite des Unterkiefers, dringt direct unterhalb des Gelenkkopfes in das Loch des Angulare hinein. . .“ Soweit seine Angaben gehen, stimmen sie also mit den meinigen überein.

1) Dieser Verlauf wird von GAKUTARO OSAWA nicht angegeben, in: Arch. mikr. Anat., 1898.

2) l. c. p. 610.

c) Der dritte, dünnste Ast geht ventral und spaltet sich sehr bald in einen *Ramus recurrens n. trigemini ad nervum facialem*, der auf der *Arteria facialis* dorsal umbiegt und aus der Paukenhöhle tritt, und in einen Ast, der nach vorn von der *Columella* ventralwärts und dann caudalwärts verläuft (Fig. 92) und sich dort mit dem *Ramus communicans internus* vereinigt. Ein dorsal und caudal vom *Stapes* verlaufender *Ramus communicans externus* fehlt.

III. Der *Ramus communicans internus* entspringt mit einigen zarten Zweigen und zwar mit einem aus dem *Ganglion geniculi*, mit zwei andern etwas weiter vorn aus dem *Ramus palatinus*, endlich mit zwei weitem etwas mehr caudal aus dem hintern Hauptstamm der *Facialis*. Er geht auf der innern Paukenhöhlenwand nach hinten, vereinigt sich mit dem schon beschriebenen ventralen Ast des hintern Hauptstammes und bildet mit diesem den oberflächlichen Halsstamm des *Sympathicus*. Mittels zweier kürzerer Zweige verbindet er sich mit dem *Glossopharyngeus*, von welchen der eine proximal, der andere distal vom *Ganglion petrosum* sich mit diesem Nerven vereinigt. Dieses *Ganglion* liegt auf der dorsalen Rachenhöhlenwand ein wenig hinter der Paukenhöhle.

GAKUTARO OSAWA ¹⁾ betrachtet die Aeste aus dem *Ganglion geniculi* und aus dem Anfangstheil des hintern Hauptstammes als zum *R. communicans externus* gehörig. Dem kann ich aber nicht beistimmen.

Der *Glossopharyngeus* tritt hinter der Paukenhöhle zwischen den ventralen Nackenmuskeln aus dem Schädel und bleibt dadurch ohne Beziehungen zu ihr.

Die *Carotis interna* geht auf der medialen Paukenhöhlenwand, ventral von der *Columella auris*, nach vorn und dann durch einen Canal im *Processus pterygoideus* des *Basisphenoids* zum Gehirn und zur *Palatingegend*. Sie giebt, nach unten vorn von der *Fenestra ovalis*, einen Ast ab, der viel stärker ist als die eigentliche Fortsetzung der *Carotis*. Es ist die *Arteria facialis*, welche, in einem Bogen lateral, dorsal und etwas caudal gehend, nach vorn von der *Columella auris* bleibend, an der innern Seite der *Quadratum-Schädel-Verbindung* in die *Temporalgrube* tritt. Eine *Arteria dentalis inferior* giebt sie in der Paukenhöhle nicht ab.

Die *Vena lateralis capitis* zieht dorsal über den *Stapes* hin. Ein Ast, der durch ein *Foramen jugulare* zum Gehirn geht, fehlt. Eine Oeffnung des *Recessus scalae tympani* nach aussen ist

1) l. c. p. 610.

in der Paukenhöhle nicht vorhanden. Einen 4. Visceralbogen habe ich nicht gefunden [in Uebereinstimmung mit VAN BEMMELEN ¹⁾].

Vergleichend-anatomischer Theil.

§ 1. Betheiligung des Schädels und Visceralskelets an der Umgrenzung der Paukenhöhle.

Die Knochen bilden das feste Gerüst, durch das die Paukenhöhle offen gehalten und ihre Form in grossen Zügen bestimmt wird. Gegenüber der Temporalgrube wird sie durch eine nach vorn dorsal und lateral schauende Scheidewand abgeschlossen. Die mittlere Partie dieser Wand ist eine starke Membran, ausgespannt zwischen dem Processus paroticus, dem Quadratum, dem Pterygoideum und dem Prooticum. Die so gebildete knöcherne Umrahmung wird vorn vervollständigt durch den Processus pterygoideus, den die Membran aber nicht erreicht. Am Schädel inserirt sich dieselbe an einer meist hohen Leiste: der Crista prootica [Cr. otosphenoidea SIEBENROCK ²⁾]. Ist letztere hoch und hat das Quadratum gleichfalls eine hohe mediale Lamelle, so wird, wenn der Kopf nicht sehr breit ist, die Lücke zwischen ihnen und damit die ausfüllende Membran klein (*Iguana*, Fig. 36). Bei *Sphenodon* fehlt eine Crista prootica, wohl aber besteht eine Lamelle, die vom Quadratum und wahrscheinlich auch vom Os pterygoideum gebildet wird. Hierdurch wird die Lücke zwischen Paukenhöhle und Temporalgrube auf einen Spalt reducirt und damit auch die Membran (Fig. 89). Bei den Geckoniden ist der Raum zwischen Quadratum und Crista prootica sehr gross, da aber die Mitte der letztern in einen Stachel ausgezogen ist (siehe Fig. 5, 20), erhält die Membran dadurch eine feste Stütze; auch *Uroplates* hat einen solchen hohen Stachel, jedoch nicht erheblich länger als bei den uns vorliegenden erwachsenen Exemplaren von *Gecko verticillatus*, wie SIEBENROCK ³⁾ sagt. Er nennt denselben Spina otosphenoidea. Jeden Falls sind die innere Lamelle des Quadratoms, die Crista prootica und ihr Stachel Bildungen, welche zur Abgrenzung der Paukenhöhle gegen die Temporalgrube dienen, doch mag das Bedürfniss, eine feste Ursprungsfläche für den M. tem-

1) Halsgegend bei Reptilien, in: Bijdr. Dierkunde, Lief. 16, 1888, p. 111.

2) Zur Kenntniss des Kopfskelets der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, V. 7, 1892, p. 170.

3) Das Skelet von *Uroplates fimbriatus*, ibid. V. 8, 1893.

poralis zu gewinnen, eine noch grössere Rolle bei ihrer Ausbildung gespielt haben.

Die Knochen, welche die zwischen Temporalgrube und Paukenhöhle gelegene Wand bilden, sind, mit Ausnahme des Prooticums, mehr oder weniger Tragstücke des Unterkiefers. Entsprechend der Form und dem Ausmaass desselben, die sich wieder regeln nach der Art der Nahrungsaufnahme, ist die Form der Tragstücke und ihre gegenseitige Lage eine verschiedene. Somit liegt hier die bewirkende Ursache nicht in der Paukenhöhle. Hierbei spielt auch das Bestreben des *M. temporalis*, sein Volumen zu vergrössern, eine bedeutende Rolle. Dem entsprechend wird die hintere Wand der Temporalgrube breiter und nimmt die Tiefe der Paukenhöhle zu (Geckoniden z. B.). Dehnt sich der Muskel laterocaudalwärts aus, so bekommt die vordere Paukenhöhlenwand eine schräge Lage von innen vorn lateral- und caudalwärts. Sie reicht in Folge dessen auch dorsal weiter caudalwärts, wobei der *Processus paroticus* schräg nach aussen hinten geht. Hierdurch bekommt die Paukenhöhle die schräge Ausdehnung von vorn medial nach hinten und lateral. Entspricht der grabenden Lebensweise (*Maluaia*, *Ophisaurus*, *Anguis*, *Amphisbaena*) ein schmaler und massiver Schädel, so liegt das *Quadratum* mehr caudal und viel näher am Schädel, während der *Processus paroticus* und der *Processus pterygoideus* des *Basisphenoids* sehr kurz sind. Dem gemäss ist die Paukenhöhle ein sehr flacher Raum, dessen kopf-schwanzwärts gerichtete Axe in diesem Falle noch länger ist als gewöhnlich. Oben genannte Einflüsse ändern somit passiv die Gestaltung der Paukenhöhle. Die mediale Wand der Paukenhöhle steht vertical oder ist mehr oder weniger ventral oder nach vorn geneigt; sie ist eben oder nach aussen gewölbt. Es scheint mir nicht thunlich, diese Unterschiede als durch die Bedürfnisse der Paukenhöhle beeinflusst zu denken. Bezüglich weiterer Besonderheiten dieser Wand verweise ich auf das bei *Iguana* etc. Gesagte betreffend die Vertiefung, in welcher der Eingang des *Recessus scalae tympani* liegt; weiter auf die hohe Knochenleiste, welche bei *Varanus* vom *Tuberculum spheeno-occipitale* nach hinten und dorsal bis zum *Processus paroticus* zieht, wodurch die *Fenestra utricularis* und der Eingang des *Recessus scalae tympani* zwischen diese, die *Crista prootica* und die Ventralfläche des *Processus paroticus* in einen innern *Recessus* der Paukenhöhle zu liegen kommt. Dieses Verhalten ist aber sehr leicht auf das gewöhnliche zurückzuführen, wo diese beiden Löcher in der Paukenhöhle offen zu Tage liegen. Die *Fenestra utricularis* liegt immer im dorsalen und caudalen

Bezirk der medialen Wand und schaut lateral. Diese anderer Beziehungen wegen nothwendige Lage wird auch bei *Sphenodon* gewahrt, trotzdem deren mediale Paukenhöhlenwand stark nach unten und vorn schaut, und zwar dadurch, dass die Fenestra utricularis durch eine knöcherne Erhebung in rein lateraler Lage erhalten wird. Die Form dieser Fenestra werde ich bei der Columnella auris besprechen; über die Oeffnung des Recessus scalae tympani vergleiche man gleichfalls das weiter unten Gesagte.

Das Quadratum besteht aus einem stabförmigen, von hinten nach aussen etwas flach gedrückten Körper, dem jederseits, lateral und medial, eine Lamelle aufsitzen kann. Der Körper trägt ventral den Unterkiefer und hat, entsprechend dem von diesem ausgeübten Zug und Druck, eine gestreckte Form, da diese, mechanischer Gründe wegen, die zweckmässigste ist. Sein Unterende liegt weiter vorn als die Verbindung mit dem Schädel, wodurch er mehr parallel der Zugrichtung des Temporalis kommt und Verschiebungen seines Unterendes durch den Einfluss dieses Muskels leicht verhindert werden. Seine Form und Richtung wird also bestimmt durch Einflüsse, welche mit dem Gehörorgan nichts zu schaffen haben. Seine mediale Lamelle haben wir schon besprochen. Beinahe immer trägt nun das Quadratum eine laterale Leiste, die zu einer breiten, hinten concaven, muschelförmigen und sehr dünnen Knochenlamelle auswachsen kann. Ihre Vorderfläche giebt eine willkommene Vergrösserung der Ursprungsfläche des M. temporalis; das ist z. B. bei den Geckoniden sehr deutlich, und dies ist wohl eins der Hauptmomente für ihre Entstehung. Die Biegung der Lamelle ist für den Ursprung des Muskels im Ganzen gleichgültig, scheint mir aber bedingt durch das Bedürfniss, dem Trommelfell wenigstens theilweise einen festen vordern Insertionsrand zu geben. Bei grabenden Formen ist die Lamelle oft rückgebildet, was die Breite des Kopfs etwas verringert; dies geht dann aber immer mit dem Fehlen des Trommelfells Hand in Hand, *Amphisbaena* (Fig. 68, 69), *Trogonophis* und nach COPE¹) bei *Anniella* und *Feylinia*. Auch bei *Chamaeleon* geht die schmale Kopfform Hand in Hand mit dem Fehlen der Lamelle und des Trommelfells. Wo ich ein Trommelfell fand, bestand auch stets die Leiste oder Lamelle. Ist sie aber dorsal nicht ausgebildet, so wird sie hier functionell vertreten durch das Paraquadratum sowie Bindegewebe oder Faserknorpel (*Uromastix*,

1) Osteology of the Lacertilia, in: Proc. Amer. philos. Soc. Philadelphia, V. 30, 1892, p. 187.

Fig 24; *Iguana*, Fig. 36). Hieraus erhellt die Bedeutung dieser gebogenen Leiste oder Lamelle für das Gehörorgan, da hierdurch für das Trommelfell Raum gewonnen wird. Ich sehe somit hierin eine Anpassung des Quadratum an das Gehörorgan. Zwischen dem leistenförmig in die Paukenhöhle vorspringenden Körper des Quadratum, seiner lateralen Lamelle und dem vordern Theile des Trommelfells besteht ein lateraler Nebenraum der Paukenhöhle, der von einem grössern, innern Raum durch das Quadratum mehr oder weniger vollkommen abgegrenzt wird. Hieran betheiligt sich auch die Schleimhautfalte der Columella (*Gecko*, Fig. 5; *Phrynosoma*, Fig. 41).

Wir sehen also, dass, während die Skeletttheile die Form der Paukenhöhle bestimmen, letztere umgekehrt nur sehr geringen Einfluss auf die Form der begrenzenden Skeletttheile ausübt.

§ 2. Muskeln in der Umgebung der Paukenhöhle.

Neben den Knochen bilden die Muskeln die Abgrenzung der Paukenhöhle; in ihrer Gesamtheit lassen sie lateral nur den Rahmen für das Trommelfell frei, medial bleibt eine sehr variable Lücke, die Communicationsöffnung mit der Rachenhöhle.

Wie aus dem vorigen Paragraphen ersichtlich ist, bleibt in der knöchernen und membranösen vordern Paukenhöhlenwand nur ganz unten vorn, dorsal vom Processus pterygoideus, eine Lücke. Hierdurch tritt ein Muskel in die Paukenhöhle und geht auf der Hinterfläche des Os pterygoideum bis nahe an dessen auf dem Quadratum liegendes Ende, wo er sich inserirt (bei *Phrynosoma* dehnt er seine Insertion auch auf das Quadratum aus). Medial und ventral bleibt noch eine Oeffnung, durch die die Vena lateralis capitis austritt, sonst verschliesst der Muskel die Lücke vollständig. Ich nenne den Muskel „M. protractor pterygoidei“. Er entspringt von dem untern vordern Fortsatz des Prooticums, demnach ventral von der Austrittsstelle des Trigeminus [Processus anterior inferior SIEBENROCK¹⁾] (*Uroplates*, Fig. 20; *Gecko*, Fig. 5; *Pachydactylus*, *Zonurus*, *Iguana*, *Calotes*, Fig. 29 etc. etc.). Bei *Varanus* entspringt er auch noch von der Hinterfläche des Processus pterygoideus des Basisphenoids, von welchem bei *Chamaeleon* sogar die Hauptmasse seiner Fasern abgeht (Fig. 76), und bei *Phrynosoma* dehnt er seinen Ursprung dorsal vom M. pterygoideus, längs der Seitenkante des Basisphenoids, caudalwärts aus

1) Kopfskelet der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, V. 7, 1892, p. 169.

(Fig. 40, 41). *Sphenodon punctatus* ist die einzige untersuchte Art, wo er ganz fehlt. Er wird vom Trigeminus innervirt und zwar von einem Zweig, der vom Anfang des dritten Astes desselben, welcher dem Muskel lateral aufliegt, ausgeht. Wenn er sich contrahirt, zieht er das Pterygoid nach vorn, was durch die gelenkige Verbindung desselben mit dem Processus pterygoideus des Basisphenoids möglich ist. An diesen Muskel schliesst sich nach vorn bei *Varanus* noch ein starker Muskel, der vom obern vordern Fortsatz des Prooticums [Ala otosphenoides SIEBENROCK ¹⁾] abgeht und nach vorn von der Austrittsstelle des N. trigeminus, medial von der Columella (Epipterygoid), beinahe gerade ventral und etwas nach vorn ziehend, sich an der Dorsalfläche des Os pterygoideum inserirt; bei *Gecko* entspringt der Muskel vom Parietale und der Membran, die diesen Knochen mit dem Prooticum verbindet. Entsprechend seiner Lage wird er (wenn auch in beschränktem Maasse als Retractor, namentlich aber) als Levator des Os pterygoideum wirken, wenigstens die entsprechenden Skelettheile in der Richtung seiner Zugwirkung fixiren. Weil er ganz ausserhalb der Paukenhöhle liegt, habe ich ihn nur bei den zwei genannten Arten präparirt, um die morphologische Stellung des Protractors etwas genauer beurtheilen zu können. Mit diesem bildet er zusammen die Musculatur des Gaumenapparats. In der Literatur finde ich nirgends genauere Angaben über dieselbe.

SANDERS erwähnt sie kurz von *Gecko verticillatus* ²⁾, *Lirolepis belli* ³⁾ und *Phrynosoma coronatum* ⁴⁾ unter „Entopterygoid“. STANNIUS ⁵⁾ beschreibt diese Musculatur, wobei jedoch nicht zu ersehen ist, ob er beide Muskeln kannte oder nur den vordern, von den Sauria kionocrania: „Ein Hebemuskel des Os pterygoideum ist vorhanden in einem hinter der Columella und einwärts von ihr von der Ala temporalis zu seiner Oberfläche gerade absteigenden Muskel: M. levator ossis pterygoidei.“ Nach STANNIUS fehlt der Muskel bei Chamaeleoniden und *Amphisbaena*; ich fand den Protractor bei beiden; nach dem Levator habe ich bei ihnen nicht gesucht. HOFFMANN ⁶⁾ führt sie von Sauriern nicht auf.

1) l. c. p. 169.

2) Myology of Platyd. jap., in: Proc. zool. Soc. London, 1870.

3) in: Proc. zool. Soc. London, 1872.

4) in: Proc. zool. Soc. London, 1874, p. 74.

5) Handbuch der Zootomie: Amphibien, 1856, p. 117.

6) Reptilien, in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, 1879.

Von den Schlangen jedoch sind schon längst Muskeln zur Bewegung der knöchernen Gaumentheile bekannt; bei *Python bivittatus* kommt ein Muskel vor, den D'ALTON¹⁾ „innern hintern Flügelmuskel“ genannt hat und der von der Seitenfläche und dem Gelenkfortsatz des Basisphenoids entspringt und sich, auswärts und rückwärts gehend, an der gebogenen Innenfläche des Pterygoideums inserirt. HOFFMANN²⁾ nennt ihn *M. pterygo-sphenoidalis posterior*. D'ALTON beschreibt ferner einen nach vorn von diesem Muskel liegenden innern vordern Flügelmuskel, der vom Parasphenoid und dem Processus pterygoideus des Basisphenoids entspringt und, nach vorn aussen gehend, sich am vordern Ende des Os pterygoideum und dem damit verbundenen Palatinum inserirt, und ausserdem noch einen dritten Muskel, den Hebe-muskel des innern Flügelbeins, der vom untern freien Ende des Parietale bis zu dessen Vereinigung mit dem Prooticum entspringt und sich an der Oberfläche des Os pterygoideum inserirt. STANNIUS³⁾ beschreibt einen Vorwärts- und einen Rückwärtszieher des Os pterygoideum, die beide vom Basisphenoid entspringen. OWEN⁴⁾ giebt von *Crotalus* Protractoren des Pterygoids und Palatinum an, welche die Homologa der D'ALTON'schen Muskeln sind. Dass diese Muskelgruppe der Schlangen gleich ist den Schädel-Pterygoid-Muskeln der Lacertilier, beweist die gleiche Lage und Function. Auch bei den Schlangen werden sie wohl vom Trigemini innervirt werden; so viel mir bekannt, wird dies aber nirgends angegeben. OWEN, l. c. p. 229, vergleicht sie mit den bei Teleosteen vom Schädel, hinter der Orbita zum Palato-Pterygoid-Skelet gehenden Muskeln, die VETTER⁵⁾ von Selachiern und Teleosteen als „Levator palatini“ und „Levator maxillae superior“ beschrieben und deren vom Temporalis verschiedene Abkunft er bewiesen hat. Sie werden vom Trigemini innervirt. Bei Teleosteen soll sich ihnen ein vom Facialis [STANNIUS⁶⁾] innervirter Muskel anschliessen. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass OWEN Recht hatte, als er die Gaumenmuskulatur der Lacertilier und Ophidier als Ganzes diesen Muskeln der Fische für homolog erklärte.

1) Beschreibung des Muskelsystems eines *Python bivittatus*, in: Arch. Anat. Physiol., 1834, p. 346.

2) Reptilien etc., p. 1451.

3) Zootomie, 1856, p. 118.

4) Anatomy of Vertebrates, V. 1, 1866, p. 229, 239.

5) Untersuchungen zur vergleich. Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, in: Jena. Z. Naturw., V. 8 u. 12.

6) STANNIUS, Peripherisches Nervensystem der Fische, Rostock 1849.

Bei Amphibien bestehen sie, soweit mir bekannt, nicht; diese Thiere haben ja auch eine unbewegliche Palato-Pterygoid-Spange.

An dem meist sehr starken Processus retroarticularis des Unterkiefers inserirt sich ein Muskel, den ich oben stets als *M. pterygoideus* aufgeführt habe. Die oberflächlichsten ventralen Fasern dieses Muskels entspringen von der Ventralfläche des Pterygoids, gehen ventral vom Unterkiefer nach aussen und inseriren sich an der lateralen Fläche des letztern. Die tiefern dorsalen Fasern entspringen von der lateralen und dorsalen Fläche des Pterygoids und inseriren sich an der medialen Fläche des Unterkiefers, zum Theil auch nach vorn vom Unterkiefergelenk. Zwischen der Insertion der tiefern und der oberflächlichen Fasern am Unterkiefer bleibt ein ventrolateraler Theil der Oberfläche dieses Knochens, der nicht zur Insertion dient, wohl aber überdeckt wird von den lateralen Fasern. Der Muskel besteht also aus zwei Portionen, die aber am Ursprung nicht getrennt sind, demnach nicht zwei verschiedene Muskeln bilden. SANDERS ¹⁾ beschreibt ihn denn auch als einen einheitlichen Muskel unter dem Namen *M. pterygoideus externus*, und SHUFELDT ²⁾ thut dasselbe in seiner Beschreibung der Muskeln von *Heloderma suspectum*, desgleichen MIVART ³⁾ bei *Chamaeleo parsonii*. GAKUTARO OSAWA ⁴⁾ hat den Muskel bei *Sphenodon* *M. pterygoideus internus* genannt. Da bisher kein Autor diesen Namen in diesem Sinne für diesen Muskel verwandte, wäre eine nähere Begründung für diesen Namen nöthig gewesen. Dagegen unterscheiden STANNIUS ⁵⁾ bei den Lacertiliern im Allgemeinen und MIVART ⁶⁾ bei *Iguana tuberculata* zwei Muskeln, die sie *M. pterygoideus internus* und *externus* nennen, für welche Trennung also kein Grund besteht.

Der von SANDERS und SHUFELDT als *M. pterygoideus internus* aufgeführte Muskel ist ein ganz anderer als der gleichnamige von STANNIUS und MIVART, wie aus ihrer Beschreibung ersichtlich ist; er hat gar keine Beziehungen zum Pterygoid. GAKUTARO OSAWA ⁷⁾ beschreibt von *Sphenodon* unter dem Namen *M. pterygoideus externus* einen Muskel, der mit dem *M. pterygoideus internus* von SANDERS und SHUFELDT übereinstimmt. Was STANNIUS und MIVART *M. pterygoideus*

1) Myology of *Platydictylus japonicus*, *Lirolepis belli*, in: Proc. zool. Soc. London, 1870, 1872.

2) in: Proc. zool. Soc. London, 1890.

3) in: Proc. zool. Soc. London, 1867.

4) in: Arch. mikrosk. Anat., V. 51, 1898, p. 538.

5) Handbuch der Zootomie, Amphibien, p. 117.

6) in: Proc. zool. Soc. London, 1867, p. 768.

7) in: Arch. mikrosk. Anat., V. 51, 1898, p. 538.

externus nennen, ist nur ein Theil dieses Muskels, wie SANDERS und SHUFELDT ihn auffassen. Darum habe ich gemeint, den Muskel einfach *M. pterygoideus* nennen zu können, wie v. TEUTLEBEN¹⁾ den Muskel bei den Crocodiliern, BOJANUS²⁾ bei den Cheloniern genannt hat.

Dieser Muskel bildet, je nachdem er mehr oder weniger medial vom Processus retroarticularis des Unterkiefers vorspringt, eine mehr oder weniger vollkommene ventrale Begrenzung der Paukenhöhle, die am vollständigsten ist bei *Ophisaurus*, *Agama*, *Polychrus* (Fig. 42), *Anguis*, *Sphenodon* (Fig. 88); weniger vollständig bei *Uromastix* u. a., am wenigsten bei den Geckoniden, da bei diesen letztern das Pterygoid weit lateral vom Schädel liegt und der Muskel mehr lateralwärts als caudalwärts zieht (*Gecko*, Fig. 5; *Pachydactylus*, Fig. 12, 13; *Uroplates*, Fig. 19, 20).

Bei *Phrynosoma cornutum*, wo der Processus retroarticularis des Unterkiefers sehr kurz und klein ist, inserirt der schwache Muskel sich nur an der Innenfläche des Unterkiefers in der Höhe der Gelenkfläche desselben; dabei hat er aber seinen Ursprung längs des Processus pterygoideus auf das Basisphenoid bis zum Tuberculum spheeno-occipitale ausgedehnt (Fig. 39) und bildet dadurch nicht lateral nach innen vom Trommelfell, sondern eben nur vorn und medial eine ventrale Wand für die Paukenhöhle. Bei *Chamaeleon vulgaris* entspringen auch Fasern vom Processus pterygoideus des Basisphenoids; auch geht der Muskel bei diesem Genus stark ventralwärts, sehr wenig lateralwärts bis zum Unterkiefer, der keinen Processus retroarticularis hat; durch diesen Verlauf begrenzt er den vordern Theil der Paukenhöhle, ventral vom Schädel, mehr nach vorn und medial als ventral (Fig. 75).

Ueber den Muskel bei *Amphisbaena* und *Trogonophis* vergleiche S. 245 und 252.

Caudal fehlt jede knöcherne Wand der Paukenhöhle. Ihre Communication mit der Paukenhöhle ist hier entweder sehr weit oder aber enger dadurch, dass Muskeln eine mehr oder weniger vollkommene Begrenzung nach hinten liefern. Falls eine äussere Gehörhöhle vorkommt, begrenzen diese Muskeln auch diese noch hinten und aussen. Es sind folgende Muskeln:

1) Ueber Kaumuskeln und Kaumechanismus bei den Wirbelthieren, in: Arch. Naturg., Jg. 40, V. 1, 1874, p. 104.

2) *Anatome testudinis europaeae*, 1819—1821.

Der Sphincter colli ist der oberflächlichste; sein dünner, vorderer Rand kann einen sehr geringen Antheil an der Begrenzung der Paukenhöhle (*Lacerta*, *Varanus*) oder der äussern Gehörhöhle haben (*Heloderma*, *Hemidactylus frenatus*). Meist reicht er nicht so weit nach vorn (*Zonurus cordylus*, Fig. 45), kann auch sehr klein sein (*Sphenodon*, Fig. 85; *Uroplates*, Fig. 16; *Amphibolurus*, Fig. 26).

Bei einigen Geckoniden sind seine vordersten Fasern, die am hintern Rande der äussern Gehöröffnung liegen, zu einem Schliessmuskel derselben differenzirt, indem sie eine Insertion an der Haut nach unten von derselben gewonnen haben und nur noch dorsal mit dem eigentlichen Sphincter colli zusammenhängen. Ich fand dies bei *Gecko* (Fig. 2, 3), *Pachydactylus*, *Thecadactylus* (Fig. 15) und *Tarentola*; bei *Hemidactylus*, *Ptyodactylus* und *Uroplates* fehlt er, und nur bei ersterm reicht der Sphincter colli bis zur äussern Gehöröffnung. Es ist eine Differenzirung des Muskels im Dienste des Gehörorgans.

Bei *Mabuia*, wo der Muskel gleichfalls am Rande der Gehöröffnung liegt, entspringen seine vordersten Fasern in der Tiefe, medial vom Depressor mandibulae, von einem Knorpelstück auf dem Quadratum; diese Umbildung, die erst durch die Bildung der äussern Gehörhöhle möglich und vielleicht auch hierdurch verursacht wurde, scheint mir keine Bedeutung für das Gehörorgan zu haben (Fig. 60 u. 61). Dasselbe gilt auch vom Ursprung der vordersten Fasern des Sphincter colli vom hintern und ventralen Rande der Gehöröffnung bei *Ophisaurus apus* (Fig. 47); dass der Einfluss als Oeffner nur ein sehr geringer sein kann, habe ich S. 212 schon hervorgehoben.

Medial von diesem Muskel findet sich der Depressor mandibulae, der wegen seiner sehr verschiedenen Dicke bei den verschiedenen Lacertiliern auch einen sehr ungleichen Antheil an der Begrenzung der Paukenhöhle nimmt. Besteht eine äussere Gehörhöhle, so bildet der Depressor der Hauptsache nach stets deren hintere Wand, wobei sich dann eine tiefe Portion, die dorsal vom Trommelfell am Schädel entspringt, abspalten kann (*Mabuia*, Fig. 62; *Ophisaurus*, Fig. 50; *Anguis* u. a.). Bei *Varanus* ist der Muskel sehr dick und begrenzt den lateralen Abschnitt der Paukenhöhle bis weit medialwärts; meist aber betheilligt er sich an dieser Begrenzung nur in geringem Maasse. Seine hintern Fasern bilden bei sehr vielen Lacertiliern eine gesonderte Portion, die sich an der Fascie ventral vom Unterkiefer oder mit einer Sehne an letzterm inserirt; dies ist die

oberflächliche Portion, als C_2 md superficialis von G. RUGE¹⁾ bei *Varanus* beschrieben. Den am hintern Ende des Unterkiefers inserirenden Theil des Depressor nenne ich dann Hauptportion. Indem nun bei *Heloderma* die oberflächliche Portion sich lateral von der Hauptportion bis an die äussere Gehörhöhle nach vorn verschoben hat, nimmt sie dort Theil an der Begrenzung der Höhle. Bei *Zonurus* thut sie dies nur ganz unten hinten (Fig. 45); sonst liegt die Portion immer zu weit caudal. Bei *Tupinambis* ist sie von der Hauptportion nicht getrennt. Bei *Uromastix* und *Tupinambis* inseriren die hintersten Fasern des Depressor mandibulae an der Fascie ventral und medial vom Unterkiefer, auf diese Weise andeutend, wie die oberflächliche Portion, die bei ihnen fehlt, sich gebildet haben mag. Bei den andern untersuchten Agamiden, Iguaniden und bei *Sphenodon* (in Uebereinstimmung mit RUGE) fehlte die Portion vollständig. Bei *Chamaeleon* und *Amphisbaeniden*, wo ein Trommelfell fehlt, liegt der Depressor der Hinterfläche des Quadratus an und nehmen beide das laterale Ende der Columella auris zwischen sich; der laterale Abschnitt der Paukenhöhle ist beim Verschwinden des Trommelfells von diesem nach vorn gerückten Muskel eingenommen. Bei *Anguis* und *Sphenodon* liegt der Muskel lateral vom rudimentären Trommelfell und hat die äussere Gehörhöhle bis auf einen engen Canal verdrängt.

Bei allen Geckoniden, nicht aber bei *Uroplates*, den andern Laceriliern und *Sphenodon*, findet sich ein kleiner Muskel, der ganz in der Tiefe vom Trapezus bedeckt, vom Parietale entspringt und, in der hintern Wand der äussern Gehörhöhle ventralwärts gehend, sich mit einer sehr langen, dünnen Endsehne am Processus retroarticularis des Unterkiefers inserirt. Er wird von dem Facialis innervirt. SANDERS²⁾ nennt ihn „digastric“. Da SANDERS' Vergleich mit dem hintern Bauch des Digastricus der Säuger, wenigstens einstweilen, nicht zu rechtfertigen ist, und sein Name zu unrichtiger Vorstellung Anlass geben kann, möchte ich ihn *M. parieto-mandibularis profundus* nennen, da er gegenüber dem Depressor mandibulae [auch wohl *M. parieto-mandibularis*³⁾ genannt] vor allem durch seinen tiefen Ursprung eine viel gesondertere Stellung einnimmt als die verschiedenen Portionen, die ich oben von jenem Muskel beschrieben habe. Doch ist

1) Das peripherische Gebiet des N. facialis bei Wirbelthieren, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, 1896, p. 327.

2) Myology of Platyd. japonicus, in: Proc. zool. Soc. London, 1870, p. 415.

3) HOFFMANN, in: BRONN's Classen u. Ordn., Reptilien, p. 614.

er nach RUGE's Terminologie ein C_2 md. Da RUGE aber Geckoniden nicht untersucht hat, konnte er diesen Muskel nicht kennen. Er ist ein Oeffner des Mundes; über seinen Einfluss als Oeffner der äussern Gehöröffnung vergleiche man das bei *Tarentola annularis*, S. 185 Gesagte. SANDERS¹⁾ hat auch von *Phrynosoma coronatum* einen „digastric“ beschrieben, dieser ist aber nicht homolog seinem „digastric“ (meinem M. parieto-mandibularis profundus) von den Geckoniden, sondern er ist eine hintere Portion des Depressor mandibulae, die bei *Phrynosoma cornutum*, welche Art ich untersucht habe, nicht vollkommen vom Haupttheil dieses Muskels getrennt war. Der von SHUFELDT²⁾ bei *Heloderma suspectum* beschriebene „digastric“ ist nur die oberflächliche Portion des Depressor (C_2 md superficialis RUGE), und sein Neuro-mandibularis ist die Hauptportion des Depressor (C_2 md profundus RUGE).

Der bei Geckoniden, *Uroplates* und *Sphenodon* vom dorsalen Ende des Zungenbeinbogens entspringende M. stylohyoideus, C_2 hv von RUGE, hat nur einen sehr geringen Antheil an der Begrenzung der Paukenhöhle (*Gecko*, Fig. 3 und 7). Dass seine Contraction keinen Einfluss auf das Trommelfell und die äussere Gehörhöhle hat, habe ich schon bei *Gecko* (siehe oben S. 170) betont). GAUPP³⁾ nennt den Muskel beim Frosch M. subhyoideus; ich glaube, dass seine Homologie mit dem M. stylohyoideus genügend begründet ist, um letztern Namen verwenden zu dürfen.

Medial von diesen Muskeln fehlt nun entweder eine caudale Paukenhöhlenwand, oder diese wird von der Vorder- oder Ventralfläche des Episterno-cleido-mastoideus gebildet. Dies hängt davon ab, ob der Muskel mehr ventralwärts oder mehr caudalwärts verläuft, was wieder durch die Länge des Halses bedingt wird. Beispiele bilden die *Iguanidae* mit kurzem Halse, wo der Muskel stark ventral-, wenig caudalwärts zieht und die hintere Paukenhöhlenwand bilden hilft; auf der andern Seite *Varanus* mit sehr langem Halse, wo der Muskel stark caudalwärts zieht und dadurch direct aus dem Bereich der Paukenhöhle fällt. Bei vielen Lacertiliern, z. B. *Anguis*, *Uromastix*, hat der Muskel einen zwischen diesen beiden Extremen liegenden Verlauf, so auch bei *Sphenodon*. Davon wird im folgenden Paragraphen noch einmal die Rede sein. Dieser von der Paukenhöhle

1) in: Proc. zool. Soc. London, 1874, p. 74.

2) ibid. 1890, p. 160.

3) ECKER-GAUPP, Anatomie des Frosches, Theil 1, 1896, p. 137.

unabhängige Verlauf des Muskels ist für ihren Verschluss gegen die Rachenhöhle von sehr grosser Bedeutung.

Die ventralen und lateralen Nackenmuskeln haben für die Paukenhöhle eine sehr untergeordnete Bedeutung; liegt das Suspensorium sehr weit caudal (*Ophisaurus apus*), so bilden sie die mediale Wand für den hintern Theil der Paukenhöhle.

Die vom Tuberculum spheeno-occipitale entspringende Portion des Complexus minor kann eine ventrale Wand für den hintern medialen Abschnitt der Paukenhöhle bilden, wenn das Tuberculum gross ist und weit lateralwärts vorspringt, z. B. bei *Uroplates* und *Uromastix*; dieser Antheil ist immer sehr klein.

§ 3. Die Communication der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle.

Dieselbe geschieht durch die meist weite Lücke, die in der medialen und caudalen Begrenzung der Paukenhöhle zwischen den Knochen und Muskeln übrig bleibt; sie wird nur von Fett, Nerven, Gefässen, die unter der Schleimhaut liegen, bei den Geckoniden von den Kalksäcken, etwas verengt, nur selten auch noch von besondern Schleimhautfalten. Die Oeffnung liegt dorsal, auch wohl etwas medial, vom innern und hintern Rand des M. pterygoideus; sie reicht längs dieses Randes vom Processus pterygoideus des Basisphenoids vorn bis zu den lateralen Halsmuskeln, also dem Depressor mandibulae oder dem Episterno-cleido-mastoideus. Dorsal wird sie begrenzt von der Seitenkante des Basisphenoids und dem Tuberculum spheeno-occipitale, den ventralen Nackenmuskeln und dem Processus paroticus.

Ihre Weite ist sehr verschieden. Bei den Geckoniden, wo eine ventrale Begrenzung der Paukenhöhle wegen der geringen Ausdehnung und mehr lateralen und vordern Lage des M. pterygoideus beinahe vollständig fehlt, ist sie so geräumig, dass man eigentlich nicht von einer besondern Communicationsöffnung sprechen kann, da eine Verengerung am Uebergang der Paukenhöhle in die Rachenhöhle nicht stattfindet (Fig. 11, 12, 19). Bei den Varaniden liegt der starke M. pterygoideus so weit ventral, dass dorsal von ihm eine sehr weite Communication bleibt (Fig. 55), die lateral bis zum stark medial vorspringenden Depressor mandibulae reicht. Bei *Uromastix* und *Calotes* ist sie gleichfalls sehr weit, indem der M. pterygoideus caudal nicht weit medial reicht und beträchtlich ventral vom Schädel und den Nackenmuskeln liegt, auch eine caudale Begrenzung der Paukenhöhle

ganz fehlt. Etwas enger ist sie bei *Anguis* (Fig. 51), wo der *M. pterygoideus* weiter medial reicht.

Bei vielen andern Arten aber ist letzterer Muskel so stark und reicht bis so nahe an das Basisphenoid und die Nackenmuskeln, dass der zwischen denselben liegende Theil der Communication zu einer mehr oder weniger engen Spalte reducirt wird, vor allem, wenn das Tuberculum speno-occipitale gross ist. So ist die Spalte bei *Ophisaurus apus* so eng, dass der Schleimhautüberzug auf dem Tuberculum und auf dem *M. pterygoideus* einander berühren. Hierdurch wird ihr vorderer Theil, der direct hinter dem Processus pterygoideus liegt, vom hintern, bei dem Mangel einer caudalen Paukenhöhlenwand noch ziemlich weiten Theil getrennt. Bei *Sphenodon* ist der ganze vordere Theil in dieser Weise durch Berührung der Schleimhaut verschlossen, caudal aber bleibt eine weite Communication (Fig. 88).

Hat die Paukenhöhle eine hintere Wand, so bleibt nur eine enge Verbindung mit der Rachenhöhle (*Polychrus marmoratus*, Fig. 42; und etwas weiter bei *Agama*, wo der *M. pterygoideus* schwächer ist), die medial und sehr wenig caudal schaut. Auch bei *Iguana tuberculata* ist die Communication medial und ventral gerichtet, ist aber durch eine Schleimhautfalte so sehr verengt, dass nur eine sehr kleine, längliche Oeffnung übrig bleibt (Fig. 35) und die Paukenhöhle bestimmt gegen die Rachenhöhle abgegrenzt wird. Dasselbe fand ich bei *Phrynosoma*, gleichfalls einem Iguaniden; die Ausbildung der Muskeln ist aber eine sehr abweichende, so dass die kleine Oeffnung ganz ventral schaut (Fig. 38); eine ausführlichere Darstellung siehe S. 207. Auch bei *Chamaeleon* findet eine Verengerung des weiten, zwischen den Muskeln und dem Schädel übrig bleibenden Raumes bis auf eine sehr kleine runde Oeffnung durch Schleimhautfalten statt (vergl. Fig. 74 mit 75, wo die Schleimhaut entfernt ist); hier schaut die Oeffnung medial. Von letzterm Genus wird dies schon von COMPARETTI¹⁾, WINDISCHMANN²⁾ und STANNIUS³⁾ angegeben. (Näheres hierüber siehe oben S. 253.)

Wir können also sagen, dass nur bei Chamaeleonten und einem Theil der Iguaniden (*Polychrus marmoratus* nicht) im Auftreten von Schleimhautfalten eine Vorrichtung zur Verengerung der Communication von der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle vorliegt, dass eine

1) Observationes anatomicae de aure interna comparatae, 1789.

2) De penitiori auris in amphibiiis structura, 1831.

3) Handbuch der Zootomie, Amphibien, 1856

solche bei den andern Lacertiliern (natürlich so weit ich sie untersucht habe) fehlt und dort ihre Weite und Form nur durch die Form des Kopfskelets und durch einige Muskeln, vor allem den *M. pterygoideus*, bestimmt wird. Bei diesen ist die Weite denn auch sehr variabel; sogar verschiedene Arten derselben Familie können erhebliche Unterschiede zeigen (von *Anguidae*: *Anguis* und *Ophisaurus*; von *Agamidae*: *Uromastix*, *Calotes* und *Agama*).

Einige Arten, von denen ich mehrere Individuen untersuchte, zeigen erhebliche Variationen, z. B. *Gecko verticillatus* und *Varanus niloticus*. Bei den Geckoniden ist die Paukenhöhle gegen die Rachenhöhle sehr weit geöffnet; so konnte ich bei *Pachydactylus bibroni* von der letztern aus die Gefässe und Nerven in ersterer beinahe alle ohne Schwierigkeit präpariren.

Abgesehen von einigen kleinen Ausnahmen ist demnach die Weite der Communication zwischen Rachen- und Paukenhöhle ohne alle ersichtliche Anpassungen an die Function des Gehörorgans.

Die Zoologen, welche über die Paukenhöhle der Lacertilier gearbeitet haben, heben alle die grosse Weite ihrer Communication mit der Rachenhöhle hervor. COMPARETTI, WINDISCHMANN nennen diese trotzdem noch Tuba Eustachii; STANNIUS¹⁾ spricht immer von einem Ostium; CUVIER²⁾, DUGÈS³⁾ nur von einer weiten Oeffnung. LEYDIG⁴⁾ betont, dass man die grosse Oeffnung nicht Eustachische Röhre nennen darf. Auch ich bin dieser Ansicht, da diese weite, sehr unregelmässige Oeffnung nicht das Homologon dieser Röhre ist. Letztere ist zwar aus ihr hervorgegangen, aber dabei haben so eingreifende Umbildungen stattgefunden, dass man diesen Namen nicht auf die Lacertilier übertragen darf. Es scheint mir am besten, die veränderliche, meist nicht scharf umgrenzte Communication nicht mit einem besondern Namen zu belegen; darum habe ich sie immer als „Communicationsöffnung“ bezeichnet.

§ 4. Allgemeines über die Paukenhöhle.

Bei der verschiedenen Weise der Abgrenzung der Paukenhöhle gegen die Rachenhöhle ist es sehr begreiflich, dass die Paukenhöhle eigentlich nicht immer ganz gleichwerthig ist. Vergleicht man z. B.

1) l. c.

2) Recherches sur les ossements fossiles, 3. éd., 1825.

3) Mémoire sur les espèces indigènes du genre Lacerta, in: Ann. Sc. nat., V. 16, 1829.

4) Die in Deutschland lebenden Saurier, Tübingen 1872, p. 86.

die Paukenhöhle von *Phrynosoma* mit der von *Ophisaurus*, so sieht man, dass diese sich bei ersterm nicht caudal vom Processus paroticus ausdehnt, bei letzterm dies aber in sehr beträchtlichem Maasse thut. Dieser caudale Abschnitt der Paukenhöhle wird hier lateral von den seitlichen Halsmuskeln, dorsal und caudal vom Episterno-cleido-mastoideus, medial von den lateralen Nackenmuskeln (Complexus minor und Levator scapulae), ventral vom M. pterygoideus begrenzt. Der entsprechende Raum gehört bei *Uromastix* und Geckoniden etc. bestimmt zur Rachenhöhle; bei *Ophisaurus* aber ist er in die Paukenhöhle aufgenommen, dadurch, dass der M. pterygoideus weit caudalwärts sich ausdehnt. Auch bei *Iguana* und *Polychrus* ist die Paukenhöhle mehr caudal und medial ausgedehnt als bei *Phrynosoma*.

Bei *Chamaeleon* besteht eine bisweilen sehr grosse, nur durch die Schleimhaut gegen die Rachenhöhle und den Oesophagus abgegrenzte Nebenhöhle der Paukenhöhle, auf deren Beschreibung, S. 254, ich verweise.

Auch die Form der Paukenhöhle variirt, da sie der Hauptsache nach von den Proportionen einiger Knochen, weiter auch von verschiedenen Muskeln, die ein sehr veränderliches Volumen haben, bestimmt wird. Eine typische Form hat die Paukenhöhle nicht; vergleicht man in dieser Hinsicht *Pachydactylus bibroni* (Fig. 12) mit *Varanus niloticus* (Fig. 55), so findet man, dass sie bei ersterer Art mehr quer zur Längsrichtung des Thieres, bei letzterm mehr in der Längsrichtung ausgedehnt ist. Bei ersterm ist sie sehr niedrig, bei letzterm hoch. Noch viel mehr weichen darin *Mabuia*, *Lygosoma* und *Ophisaurus* von den Geckoniden ab. Bei den untersuchten Iguaniden ist, wie bei den Geckoniden, die Paukenhöhle mehr quer gerichtet. Die grösste Dimension hat bei *Chamaeleon vulgaris* die Verticalaxe (Fig. 75, 76).

Vor allem variirt der mediale Theil der Paukenhöhle. Weniger variabel ist der laterale, nach innen vom Trommelfell liegende Theil, der vorn und dorsal von der lateralen Lamelle des Quadratoms, hinten, am caudalen Rande des Trommelfells, mehr oder weniger vom Depressor mandibulae begrenzt wird. Er hat die Form einer ovalen Scheibe. Seine mediale Wand wird nur von dem caudal vorspringenden Körper des Quadratoms gebildet; im Uebrigen fehlt eine Begrenzung gegenüber dem medialen Abschnitt der Paukenhöhle, so dass die Abgrenzung sehr unvollständig ist. Der vordere Theil des lateralen Abschnitts kann zu einer Nebenhöhle in der muschelförmigen lateralen Lamelle des Quadratoms ausgebildet sein (siehe S. 280). Der Vergleich

der beiden Abschnitte mit zwei Trichtern, welchen IWANZOFF¹⁾ macht, ist kein zutreffender, vor allem was den medialen Abschnitt angeht.

HASSE trennt die Paukenhöhle aller Reptilien in eine eigentliche Paukenhöhle, die im Bereich des Quadratum liegt, und in einen medial davon liegenden Recessus cavi tympani. So sagt er in seiner Arbeit über das Gehörorgan der Frösche²⁾ p. 410: . . . „der Raum, den wir als Recessus cavi tympani bei den Reptilien zwischen der Innenwand des Quadratum und der äussern Labyrinthfläche mächtig ausgedehnt fanden . . .“, und p. 408: „Der Theil der Paukenhöhle, welcher bei den Eidechsen im Bereich des Os quadratum sich findet und von demselben theilweise umlagert ist, ist das eigentliche Cavum tympani, der Theil dagegen, der zwischen der Innenwand desselben und der äussern Labyrinthwand liegt, ist der Recessus.“ — Wie ich oben hervorgehoben habe, ist diese Trennung oft sehr unvollkommen; den medialen Abschnitt, der bei weitem der geräumigste ist, als „Recessus“ dem lateralen Abschnitt als eigentliches Cavum tympani gegenüber zu stellen, wird schon dadurch unmöglich.

HASSE's Vergleich mit den Cheloniern, wo die Trennung sehr vollkommen ist, ist richtig. Dagegen ist sein Vergleich des Recessus der Reptilien mit der Vertiefung der medialen Paukenhöhlenwand, die er bei den Vögeln Recessus genannt hat, unbegründet. Ich finde keinen einzigen Grund für ihre Homologie, und in den anatomischen Studien HASSE's finde ich zwar auf p. 234 in dem Aufsatz über Gehörorgan der Schildkröten eine Beweisführung, diese ist aber eine verfehlte.

Bei weitaus den meisten von mir untersuchten Arten fand ich ein functionirendes Trommelfell und eine gut ausgebildete Paukenhöhle. Ein functionirendes Trommelfell fehlt nur bei *Anguis*, *Chamaeleon* und *Sphenodon*; bei *Amphisbaena* und *Trogonophis* fehlt auch die Paukenhöhle, da Muskeln, Gefässe und der massive Stapes keinen Raum zwischen sich lassen. Bei *Anguis fragilis* und *Sphenodon* ist die Paukenhöhle noch gar nicht rückgebildet; sie dehnt sich lateral aus bis zu einer Membran, in welche die Columella auris endet und die dem Trommelfell entspricht; vor der Rückbildung des letztern dehnte die Paukenhöhle sich nicht weiter lateral aus. Bei *Chamaeleon vulgaris* findet sich keine Spur eines Trommelfells mehr und wird die

1) Zur Anatomie der Knöchelchen des mittlern Ohres etc., in: Anat. Anz., V. 9, 1894, p. 583.

2) Anatomische Studien, Heft 2, 1871.

frühere laterale Ausdehnung, welche die Paukenhöhle hatte, als das Trommelfell noch functionirte, nur durch das Ende der Columella auris bezeichnet. Dieses nun liegt zwischen Quadratum und Depressor mandibulae, welche einander berühren, und weiter lateral, als die Paukenhöhle sich jetzt ausdehnt. Da eine secundäre Verlängerung der Columella auris lateralwärts keinen Zweck hätte und auch ihr Verlauf und Bau durchaus nicht auf eine solche Verlängerung deuten, muss man annehmen, dass das Trommelfell seiner Zeit gleichfalls so weit lateral gelegen habe und dass demnach damals die Paukenhöhle sich weiter ausdehnte als jetzt. Hier finden wir also in so weit eine Rückbildung der Paukenhöhle, als diese ihren lateralen, zwischen Quadratum und Depressor liegenden Abschnitt verloren hat. Ihr medialer Abschnitt ist aber noch sehr gut ausgebildet; hier liegt die Columella auris noch in einer besonders hohen Schleimhautfalte. Ob bei *Chamaeleon* die Reduction des Trommelfells bei oberflächlicher oder bei tiefer Lage desselben stattgefunden hat, darüber wird weiter unten noch einmal die Rede sein.

Ausser bei den oben genannten Arten fehlt ein functionirendes Trommelfell noch bei sehr vielen andern Lacertiliern. Dass bei diesen Thieren darum noch keine Reduction der Paukenhöhle eingetreten zu sein braucht, das beweist *Sphenodon*. Hier functionirt das Trommelfell schon längst nicht mehr, wie aus der Umbildung desselben zu einer starken Aponeurose und aus der secundären Verschmelzung des Zungenbeinbogens mit der Columella auris hervorgeht (siehe S. 261); trotzdem hat die Paukenhöhle sich in ihrer ganzen Ausdehnung erhalten.

Auch bei *Anguis fragilis*, wo allerdings die Rückbildung des Trommelfells und der äussern Gehörhöhle eine recente ist, ist die Paukenhöhle noch vollständig. Ich glaube denn auch den meisten Lacertiliern ohne functionirendes Trommelfell, deren nächste Verwandten aber ein solches noch haben, eine Paukenhöhle nicht absprechen zu dürfen. Dabei denke ich vor allem an sehr viele Gattungen der *Scincidae*, wie *Mabuia*, *Lygosoma*, *Acontias* etc.

Bei andern Familien, deren sämtliche Arten eines Trommelfells entbehren, mag schon eine mehr oder weniger weit gehende Rückbildung der Paukenhöhle stattgefunden haben. So bei den *Aniellidae*, den *Anelytropidae*, den *Dibamidae*. Das hat bei den *Amphisbaenidae* wenigstens zum vollständigen Verlust derselben geführt. Da ich die drei erst genannten Familien aber nicht untersuchen konnte, kann ich nur Vermuthungen darüber zum Besten geben. Jeden Falls aber

beweisen *Anguis fragilis* und *Ophisaurus apus*, dass die Angabe WIEDERSHEIM's ¹⁾, den fusslosen Eidechsen fehle eine Eustachische Röhre und Paukenhöhle, in dieser Allgemeinheit unrichtig ist.

Ich habe mehrmals darauf hingewiesen, wie unbedeutend die Anpassungen der umgebenden Theile an die Paukenhöhle sind. Dabei muss man aber im Auge behalten, dass im Offenbleiben derselben doch ein sehr wichtiger Einfluss des Gehörorgans auf die umliegenden Theile vorliegt. Warum wird nicht die ganze Labyrinthfläche des Schädels von Muskeln als Ursprungs- oder Insertionsfläche benutzt? Warum liegt der Depressor mandibulae nicht direct auf der Hinterfläche des Quadratus und entspringt nicht von derselben? Bei *Chamaeleon*, wo mit der Reduction des Trommelfells die Paukenhöhle ihre Bedeutung verloren hat, tritt dies letztere schon ein und ist damit der laterale Theil der Paukenhöhle der Lacertilier verschwunden. Das Fehlen der Paukenhöhle bei den Amphisbaeniden wird vor allem durch Veränderungen des Schädels bedingt, aber auch durch den Depressor mandibulae (siehe S. 244).

§ 5. Die Columella auris

besteht aus einem innern, stabförmigen, knöchernen Theil, dem Stapes, dessen Basis in der Fenestra utricularis befestigt ist, und aus einem lateralen, hyalinknorpiligen Theil, der sich mit dem Trommelfell verbindet und den ich mit GADOW ²⁾ Extracolumella nenne.

Von der Verbindung dieser beiden Abschnitte bei *Uromastix* giebt PETERS ³⁾ an, dass sie mittels eines Gelenks stattfindet, indem der Stapes sich durch eine Gelenkgrube mit dem Gelenkkopf des knorpiligen Hammers verbindet. Stapes nennt PETERS den innern knöchernen, Hammer den lateralen knorpiligen Theil der Columella auris. GADOW ²⁾ giebt von *Tejus* und von zwei *Varanus*-Arten eine Gelenkverbindung an. Ich selbst habe diesem Punkt grosse Aufmerksamkeit gewidmet und kam zu folgendem Resultat. Viele Lacertilier haben ein deutliches Gelenk, wobei die Gelenkspalte entweder quer zur Längsrichtung der Columella auris oder schräg zu derselben steht. Die Gelenkflächen sind eben oder nur sehr wenig convex und concav,

1) Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbelthiere, 1893, p. 355.

2) On the modifications of the first and second visceral arches, with special reference to the homologies of the auditory ossicles, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1889, V. 179.

3) Gehörknöchelchen von Sphenodon, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1874, p. 44.

niemals stark gebogen. Zur Bildung der Gelenkfläche ist das Ende des Stapes mit Knorpel überzogen. Dieser Knorpel kann zu einer deutlichen, ziemlich dicken Knorpel-epiphyse ausgebildet sein (bei *Trachysaurus rugosus* ist diese $\frac{1}{2}$ mm dick, bei *Ophisaurus apus* auch noch beträchtlich entwickelt). Die Gelenkkapsel ist straff, das Kapselband aber selten stark ausgebildet (so bei *Uromastix spinipes* und bei *Tupinambis nigropunctatus*). Da die Gelenke ungefähr ebene, quer stehende Flächen haben, sind sie straffe Gelenke oder Amphiarthrosen, in denen Bewegungen nicht stattfinden. Bei *Varanus* und *Iguana*, wo die Flächen stark schräg stehen, kann vielleicht eine minimale Verschiebung der verbundenen Theile stattfinden; in diesem Falle wäre die Verbindung ein Schiebe-Gelenk. Bei vielen andern Arten fehlt ein Gelenk vollkommen. Bei *Draco volans* (siehe Fig. 27) bleiben Extracolumella und Stapes getrennt durch eine dicke Schicht fibrillären Knorpels; der Stapes zeigt eine deutliche knorpelige Epiphyse; eine Gelenkspalte konnte ich nicht auffinden. Bei dieser Art ist das Gelenk auf embryonaler Stufe stehen geblieben.

Bei *Chamaeleon vulgaris* werden Extracolumella und Stapes durch Bindegewebe verbunden (Fig. 84); das Ende des Stapes ist knorplig; eine Gelenkspalte fehlt. Bei *Sphenodon* fand ich zwischen der distalen Knorpelplatte und einer $1\frac{1}{3}$ mm hohen, hyalinknorpligen Epiphyse des Stapes eine von etwas Bindegewebe ausgefüllte Gelenkspalte (Fig. 90). Ich gebe folgende Uebersicht über das Vorkommen eines Gelenks bei den Lacertiliern und Rhynchocephalen.

Stapes und Extracolumella sind verbunden:

Familie	I. durch ein deutliches Gelenk	II. durch Bindegewebe	III. ohne Spur einer Trennung
<i>Geckonidae</i>			<i>Gecko verticillatus</i> <i>Pachydactylus bibroni</i> <i>Hemidactylus frenatus</i> <i>Thecadactylus rapicaudus</i> <i>Ptyodactylus lobatus</i> <i>Tarentola annularis</i>
<i>Uroplatidae</i>			<i>Uroplates fimbriatus</i>
<i>Agamidae</i>	<i>Uromastix spinipes</i> <i>Lophura amboinensis</i> <i>Amphibolurus barbatus</i> <i>Calotes jubatus</i>	<i>Draco volans</i>	<i>Agama colonorum</i>
<i>Iguanidae</i>	<i>Iguana tuberculata</i>		<i>Phrynosoma cornutum</i> <i>Polychrus marmoratus</i>
<i>Zonuridae</i>			<i>Zonurus cordylus</i>

Familie	I. durch ein deutliches Gelenk	II. durch Bindegewebe	III. ohne Spur einer Trennung
<i>Anguidae</i>	<i>Ophisaurus apus</i>		<i>Anguis fragilis</i>
<i>Helodermatidae</i>	<i>Heloderma suspectum</i>		
<i>Varanidae</i>	<i>Varanus niloticus</i> <i>Varanus salvator</i>		
<i>Teiidae</i>	<i>Tupinambis nigropunctatus</i> (<i>Teius teyou</i> nach GADOW)		
<i>Lacertidae</i>	<i>Lacerta ocellata</i> ¹⁾		
<i>Gerrhosauridae</i>			<i>Gerrhosaurus nigrolineatus</i>
<i>Scincidae</i>	<i>Trachysaurus rugosus</i>		<i>Mabuia multifasciata</i> <i>Lygosoma olivaceum</i>
<i>Amphisbaenidae</i>	<i>Amphisbaena fuliginosa</i> <i>Trogonophis wiegmanni</i>		
<i>Chamaeleontidae</i>		<i>Chamaeleon vulgaris</i>	
<i>Hatteriidae</i>	<i>Sphenodon punctatus</i> , mit deutlicher Gelenkspalte, worin aber spärliches Bindegewebe, steht also zwischen I und II.		

Zu dieser Tabelle möchte ich noch bemerken, dass es bei kleinern Thieren meist sehr schwierig ist, die Gelenkspalte zu finden, so dass ich sie bei einigen in der III. Rubrik aufgeführten Arten übersehen haben mag; so bin ich des Fehlens bei *Phrynosoma* nicht ganz sicher. Es hat etwas Befremdendes, dass ich bei den kleinern Formen meist kein Gelenk finden konnte, wohl aber bei allen grössern Eidechsen; doch fand ich ohne Schwierigkeit das Gelenk bei sehr jungen Individuen von *Varanus* und *Lophura*, bei denen die Columella auris sehr klein war. Hieraus geht hervor, dass der hervorgehobene Unterschied entsprechend der Grösse der Arten nicht auf ungenaue Präparation zurück zu führen ist, sondern als ein zufälliger betrachtet werden muss. Aus der Tabelle geht weiter deutlich der Mangel jeder Regelmässigkeit im Auftreten oder Fehlen des Gelenks hervor. Bei den *Agamidae*, *Iguanidae*, *Anguidae* und *Scincidae* kommt beides vor. Bei jeder dieser Familien muss demnach bei einer Anzahl Genera unabhängig von dem, was bei den andern geschah, die gleiche Umwandlung des einen Zustandes in den andern stattgefunden haben. Dies geschah somit nach der Trennung der Lacertilier in die verschiedenen Familien und muss daher vor relativ sehr kurzer Zeit stattgefunden

1) Ganz sicher ist dies nicht; vielleicht gehört *Lacerta* zur II. oder III. Rubrik.

haben. Nun fand ich im Bau und in dem Mechanismus der Columella auris nichts, was eine Entwicklung des Gelenks in verhältnissmässig kurzer Zeit und bei verschiedenen Arten, unabhängig von einander, hätte bedingen können. Hätte solche späte Entwicklung des Gelenks stattgefunden, so müsste es doch, wo es auftritt, functioniren; dies geschieht aber höchstens nur bei *Iguana* und *Varanus*. Die vielen andern Gelenke, die ich untersuchte, waren alle Amphiarthrosen, die sich bekanntlich nur durch Rückbildung aus einem andern Gelenk entwickeln können. Auch bei *Chamaeleon* und *Sphenodon* ist die Verbindung von Stapes und Extracolumella derart, dass sie nur durch Rückbildung eines Gelenks entstanden sein kann. Nach dieser Ueberlegung müssen wir bestimmt eine, bei einigen Arten schon ziemlich weit vorgeschrittene Rückbildung annehmen. Diese hat nun bei den *Geckonidae*, *Uroplates*, *Zonurus*, *Anguis*, *Gerrhosaurus*, *Polychrus*, *Mabuia* u. a. Genera zum vollständigen Schwunde des Gelenks geführt. Solcher Schwund kann sehr gut bei vielen Arten unabhängig von einander stattgefunden haben, nachdem das Gelenk bei den Stammformen seine Function verloren hatte. Und mit letzterm glaube ich das Schwinden eines Muskels der Extracolumella in Verbindung bringen zu können, der bei den Embryonen der Lacertilier noch angelegt wird ¹⁾).

Dieser Muskel mag die Bewegungen des Gelenks, als dasselbe noch keine planen Flächen hatte, bewirkt haben.

Zusammenfassend kommen wir zu dem Schluss, dass die Stammformen der Lacertilier ein gut ausgebildetes Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella hatten, in welchem Bewegungen zwischen diesen beiden Gliedern der Columella auris stattfanden. Dieses Gelenk ist bei vielen der jetzt lebenden Lacertilier rückgebildet zu einem straffen Gelenk, das keine Bewegungen der verbundenen Theile gegen einander gestattet. Bei vielen andern Lacertiliern hat die Reduction zum vollständigen Schwunde des Gelenks, zur Verbindung von Stapes und Extracolumella durch Synchondrose geführt. Bei *Chamaeleon*, *Draco volans* und *Sphenodon* finden wir einen diese Extreme vermittelnden Zustand. Die Rückbildung ist wahrscheinlich bei den Arten, wo sie noch nicht zum vollständigen Schwunde des Gelenks geführt hat, noch thätig.

Auch bei den Crocodiliern sind Stapes und Extracolumella durch

1) KILLIAN, Die Ohrmuskeln des Crocodils, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890, p. 648; vergl. darüber auch in diesem Paragr. weiter unten.

ein deutliches Gelenk verbunden. Die darauf bezüglichen Angaben von PETERS ¹⁾ und GADOW ²⁾ kann ich bestätigen. Dass HUXLEY ³⁾ hierin PETERS widerspricht, ist mir unbegreiflich.

Es tritt also bei drei von den fünf Ordnungen der heute lebenden Reptilien ein Gelenk zwischen dem innern knöchernen und dem äussern knorpiligen Abschnitt der Columella auris auf; von den beiden andern Ordnungen sind mir keine diesen Punkt betreffenden Angaben bekannt. Wenn den Schlangen ein Gelenk fehlen sollte, so wäre dies wohl als secundärer Zustand aufzufassen, bedingt durch Rückbildung; der Grad ihrer Verwandtschaft mit den Lacertiliern macht diese Annahme sehr wahrscheinlich. Dass die Chelonier bezüglich dieser Verbindung von den andern Reptilien abweichen, indem sie nicht nur kein Gelenk haben, sondern auch solches ihrer mit den übrigen Reptilien gemeinsamen Stammform gefehlt haben sollte, ist zwar nicht unmöglich, aber doch unwahrscheinlich. Ich glaube für die Stammformen der Reptilien den Besitz einer Columella auris annehmen zu müssen, die aus einem knöchernen Stapes und einer knorpiligen Extracolumella bestand, welche gelenkig verbunden waren.

Es ist unrichtig, die Columella auris als eine einzige Knochensäule ⁴⁾ aufzufassen; sie besteht aus zwei Gliedern. Hierin stimme ich mit PETERS ⁵⁾ und GADOW ⁶⁾ überein.

Meist fällt der weitaus grösste Theil der Länge der Columella auris auf den Stapes, der viel kleinere auf die Extracolumella. Demgemäss liegt die Verbindung der beiden Abschnitte der Columella immer dem Trommelfell näher als der Fenestra utricularis. Diese Abstände sind bei *Iguana tuberculata* 5 und 10 mm (Fig. 33), bei *Heloderma suspectum* 7½ und 4 mm, bei *Mabuia multifasciata* 2½ und 1½ mm (Fig. 63); bei *Trachysaurus rugosus* liegt das Gelenk sogar 12½ mm von der Fenestra utricularis und nur 2 mm vom Trommelfell

1) Gehörknöchelchen und Meckelscher Knorpel bei den Crocodilen, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1868, p. 593; und: Ueber den Ductus pneumaticus des Unterkiefers bei den Crocodilen, ibid. 1870, p. 17.

2) On the first and second visc. arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1889, V. 179.

3) On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia etc., in: Proc. Zool. Soc. London, 1869, p. 393.

4) WIEDERSHEIM, Grundriss d. vergl. Anatomie, 1893, p. 357.

5) in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1868, 1869, 1870, 1874.

6) l. c.

entfernt. Bei andern Arten sind diese Abstände beinahe gleich, wie bei *Draco volans* (Fig. 27) und *Tupinambis nigropunctatus* (Fig. 58). Wohl aber ist das Volumen der Extracolumella durch ihre zur Insertion am Trommelfell dienenden Fortsätze meist grösser als das des Stapes; *Mabuia* (Fig. 63, 64), *Draco volans* (Fig. 27), *Tupinambis* (Fig. 58), *Chamaeleon vulgaris* (Fig. 84), etc. etc. Bei den *Geckonidae*, *Uroplates*, *Trachysaurus* und einigen andern Arten ist dagegen der Stapes grösser als die Extracolumella. Bei vielen andern Arten sind sie ungefähr gleich gross (*Iguana*, Fig. 33, 34, *Calotes jubatus*). Nur bei *Draco volans* (Fig. 27) ist die Columella, dort wo Stapes und Extracolumella sich verbinden, geknickt; sonst ist sie immer gerade oder sehr schwach gebogen (*Sphenodon*, Fig. 89, *Heloderma*). Sie liegt horizontal (*Gecko*, Fig. 5) oder sie ist lateralwärts etwas ventral gerichtet (*Calotes jubatus*, Fig. 29). Nur bei *Chamaeleon* liegt ihr laterales Ende viel mehr ventral als das mediale (Fig. 83), aber bei dieser Art functionirt sie nicht mehr und ist die Lage wahrscheinlich secundär, denn nur bei horizontaler Lage kann die Insertion im Trommelfell wie bei den andern Lacertiliern ventral und nach vorn in der Mitte des Trommelfells gelegen haben.

Die Columella auris steht zwar ungefähr senkrecht auf der lateralen Schädelwand, doch ist sie meist etwas caudal gerichtet (*Pachydactylus bibroni*, Fig. 12; *Uroplates*, Fig. 19; *Sphenodon*, Fig. 89), bei *Phrynosoma* aber etwas nach vorn (Fig. 41).

Der Stapes ist eine meist sehr dünne, knöcherne Säule, nur bei *Amphisbaena* und *Trogonophis* ist er kurz und dick (Fig. 69). Sein mediales Ende verbreitert sich ziemlich schnell zu einer Fussplatte von sehr verschiedener Grösse. Sehr gross ist sie bei *Amphisbaena*, *Draco volans* (Fig. 27) und *Mabuia multifasciata* (Fig. 63 und 64); sie fehlt bei *Iguana tuberculata* (Fig. 30, 33 u. 34) und *Tupinambis nigropunctatus* (Fig. 58) beinahe vollständig, indem bei diesen beiden Arten das mediale Ende des Stapes nur sehr wenig dicker wird. Die Fussplatte ist knöchern, mit knorpligem Saum, meist oval, aber auch wohl rund. Ihre mediale Fläche ist eben oder schwach convex, bei *Anguis* aber sehr stark trichterförmig ausgehöhlt. LEYDIG¹⁾ hat letzteres bereits beschrieben und bemerkt auch ganz richtig, dass der knöcherne Boden derselben durchbrochen ist und sich in die Markhöhle der Columella fortsetzt zur Ueberleitung von Blutgefässen. Die

1) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872, p. 90.

Markhöhle mündet aber außerdem durch ein viel weiteres Loch über der Fussplatte nach aussen, und hierdurch geht ein Blutgefäss (eine Arterie oder eine Vene oder beides?). Es gelang mir aber nicht, dasselbe in der Paukenhöhle bis zu einer Arterie oder Vene zu verfolgen (Fig. 53). Bei den andern darauf untersuchten Lacertiliern schien nur die Markhöhle medial immer blind geschlossen; doch war, wegen der Fussplatte, die Untersuchung hier sehr schwierig. Bei *Gecko*, *Hemidactylus* und *Amphisbaena* war, wie Schnittserien zeigten, die Markhöhle nach der Labyrinthhöhle zu sicher nicht offen. Bei *Draco volans* (Fig. 27) steht die Markhöhle im distalen Ende des Stapes mit dem Periost in Verbindung, bei *Chamaeleon vulgaris* in der Mitte der Säule (Fig. 84), bei *Pachydactylus* am Rande der Durchbohrung des Stapes (Fig. 14). Mit der Form und Grösse der Fussplatte variirt auch die Fenestra utricularis, die meist etwas grösser ist als die in sie eingelassene Fussplatte, so dass rings um letztere eine schmale Spalte übrig bleibt. Dabei geht das Periost der Aussenfläche des Schädels nicht auf die laterale Fläche der Fussplatte über, sondern zieht nach innen, als ob sie von der Fussplatte nach innen gedrängt würde. Dort geht sie über in die vom Periost des knöchernen Labyrinths gebildete Membran, welche die Fenestra utricularis verschliesst und auch das Periost der medialen Fläche der Fussplatte bildet; dies ist die Membrana ovalis von ALBRECHT¹⁾. Ist, wie HOFFMANN²⁾ behauptet, die Fussplatte aus der Labyrinthwand differenzirt, so wird diese Membrana ovalis nur vom Periost gebildet, welches die Höhlen, die das knöcherne Labyrinth bilden, bekleidet; hat dagegen der Schädel keinen Antheil an der Bildung der Fussplatte und wird letztere bei ihrer Entstehung gegen die Labyrinthwand angedrückt, wie DREYFUSS³⁾ und ZONDECK⁴⁾ dies für Säuger unzweifelhaft festgestellt haben, so geht die Membrana ovalis hervor aus dem Periost des Stapes selber und dem innern und äussern Periost der in der Labyrinthwand reducirten Scheibe. Meines Erachtens muss, was in dieser Hinsicht für

1) Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire du cartilage de MECKEL et des osselets de l'ouïe etc., Bruxelles 1883.

2) Over de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan etc., in: Verh. nat. Afd. Akad. Wetensch. Amsterdam, V. 28, 1889.

3) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfells des Menschen und der Säugethiere, in: Morph. Arbeiten SCHWALBE, V. 2, 1893.

4) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 44, 1895.

die Mammalier Geltung hat, auch für die Reptilien gelten, und dann scheinen mir die sehr ausführlichen Untersuchungen von DREYFUSS und ZONDECK maassgebend. Auf meiner Querschnittserie von *Gecko verticillatus* wird das laterale Periost des Prooticums deutlich von der Fussplatte des Stapes nach innen gedrängt, wie dies bei der zweiten Entstehungsweise der Fussplatte der Fall sein muss. Auch macht der Stapes gar nicht den Eindruck, als ob er zweierlei Ursprungs sei; seine Fussplatte ist immer die directe Fortsetzung seines Stieles; der Uebergang ist ein gebogener (Fig. 53, 63 etc.), und durch nichts wird die Stelle bezeichnet, wo die Verschmelzung des Stieles mit der Platte stattgefunden haben sollte. Bei *Iguana* und *Tupinambis* (Fig. 30 und 58) ist die langsame, sehr allmähliche Verdickung des Stapes bis zu seiner kleinen Fussplatte sehr eigenthümlich.

Der knöcherne Theil des Stapes endigt distal plötzlich mit rauher Oberfläche und geht dann in Knorpel über, der sich entweder continuirlich in die Extracolumella fortsetzt oder aber eine Epiphyse für das Gelenk mit der Extracolumella bildet. Diese Epiphyse ist meist sehr niedrig, oft nur ein sehr dünner Knorpelüberzug des Stapes (*Tupinambis*, *Draco*, *Varanus*, *Amphibolurus barbatus*), bisweilen aber ziemlich dick (*Iguana tuberculata* Fig. 33, 34; *Trachysaurus rugosus*). Meist ist das distale Ende des Stapes etwas dicker, dennoch bleibt es beinahe immer dünner als sein zur Fussplatte umgeformtes inneres Ende. Bei *Trachysaurus* und *Iguana* aber, wo die Fussplatte beinahe nicht entwickelt ist, ist das laterale Ende des Stapes, vornehmlich durch die Knorpel-epiphyse, das dickste Ende (Fig. 30).

Bei einigen Geckoniden, nämlich *Pachydactylus bibroni* (Fig. 14), *Hemidactylus frenatus* und *Tarentola annularis*, ist der Stapes am Uebergang seines Stieles in die Fussplatte durchbohrt. Undurchbohrt aber ist er bei den übrigen untersuchten Geckoniden, *Gecko*, *Thecadactylus*, *Ptyodactylus*, auch bei *Uroplates*, ferner bei allen übrigen Familien der Lacertilier und bei *Sphenodon*.

Das Loch liegt an derselben Stelle, wo es bei den Mammaliern sich findet. Durch dasselbe tritt eine Arterie, wie es bei vielen Mammalien auch Zeit Lebens der Fall ist (über die Arterie siehe § 8). Dadurch bekommt der Stapes dieser drei Geckoniden eine grosse Aehnlichkeit mit dem einiger Säugethiere, wie *Hapale iacchus*, *Dasyprocta aguti*, *Hyrax capensis*, *Phalangista vulpina*, *Hypsiprymnus*¹⁾;

1) Man vergl. darüber d. Arb. v. DORAN, Morphology of the Mammalian ossicula auditus, in: Trans. Linn. Soc. London, (Ser. 2) V. 1, Zool., 1878, p. 371.

nur ist der Stiel bei den Lacertiliern immer viel länger als der bei diesen Säugern distal vom Loch liegende stabförmige Abschnitt. So weit mir bekannt, sind dies die ersten Reptilien, bei denen eine Durchbohrung des Stapes gefunden wurde. Zwar giebt COPE¹⁾ von einem Pelycosaurier, *Clepsydropus leptocephalus* COPE, an, dass der Stapes durchbohrt sei, aber BAUR und CASE²⁾ heben hervor, dass COPE den proximalen Theil einer Rippe und kein Gehörknöchelchen vor sich gehabt habe; und in der That kann es kein Stapes sein, denn die Form seines innern Endes ist sehr verschieden von der eines Stapes. Auch ist er z. B. im Verhältniss zum Quadratum und zu den übrigen vom Thiere bekannten Schädelknochen viel zu gross. Die Länge des von COPE beschriebenen Knochens beträgt nämlich 7 cm.

Den Knorpel, der dem lateralen Ende des Stapes aufsitzt und sich mit dem Trommelfell verbindet, habe ich als Extracolumella aufgeführt. Diesen Namen hat ihm GADOW³⁾ gegeben. Es ist ein Name, der nur auf seine Lage Beziehung hat, über Homologien und etwaige Beziehung zu einem Kiemenbogen aber nichts aussagt, was mir vorläufig noch das Sicherste zu sein scheint. IWANZOFF⁴⁾ hat ihre Pars inferior neuerdings Extracolumellare genannt und benutzt diesen Namen wohl zur Bezeichnung der ganzen Extracolumella; HUXLEY⁵⁾ und PARKER⁶⁾ haben ihm in seiner Gesamtheit keinen Namen gegeben, wohl aber seinen verschiedenen Abschnitten. Ihn nach dem Beispiel von LEYDIG⁷⁾ und PETERS⁸⁾ Malleus zu nennen,

1) The relations between the Theromorphous Reptiles and the Monotreme Mammalia, in: Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc., V. 33, 1884, und: The structure of the Columella auris in the Pelycosauria, in: Mem. nation. Acad. Sc., V. 3, 1887.

2) G. BAUR and E. C. CASE, On the morphology of the skull of the Pelycosauria and the origin of the Mammals, in: Anat. Anz., V. 13, No. 4 u. 5, 1897, p. 116.

3) First and second visceral arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1889, V. 179.

4) Zur Anatomie der Knöchelchen des mittlern Ohres bei Amphibien und Reptilien, in: Anat. Anz., V. 9, 1894, p. 580 u. 583.

5) On the representatives of the malleus and incus of the Mammalia etc., in: Proc. zool. Soc. London, 1869.

6) Skull of the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 170, 1879; Skull in the Chamaeleons, in: Trans. zool. Soc. London, V. 11, 1881, etc.

7) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872.

8) Ueber die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1869, p. 7.

ist nicht empfehlenswerth wegen der darin ausgedrückten Homologie mit dem Hammer der Säugethiere, welche schon längst von der grossen Mehrzahl der Anatomen verworfen ist (siehe darüber § 14). Die Extracolumella besteht aus hyalinem Knorpel, der theilweise verkalken kann (*Heloderma suspectum*, Fig. 54; *Lacerta ocellata*, Fig. 59; *Calotes jubatus*; *Phrynosoma cornutum* und andere Arten).

Sie hat einen stabförmigen Abschnitt, der vom Trommelfell bis zum lateralen Ende des Stapes reicht und den ich Stiel nenne¹⁾, ferner einen zweiten, senkrecht auf erstem entwickelten Abschnitt, welcher die Verbindung mit dem Trommelfell vermittelt und den ich als Insertionstheil aufführe. Die beiden Theile gehen continuirlich in einander über; nur bei *Anguis fragilis* fand ich eine Unterbrechung, so dass die beiden Abschnitte, wiewohl sie sich beinahe berührten, nur durch das umgebende Bindegewebe verbunden sind. Ich fand dies auf einer Schnittserie. LEYDIG scheint es bei einigen Individuen gleichfalls, bei andern aber nicht gefunden zu haben; denn er sagt²⁾: „der dem Hammer [= Extracolumella] entsprechende Knorpel zeigt einen Stiel, welcher geknickt ist, wodurch die Stelle auch wohl den Eindruck machen kann, als ob eine wirkliche Abgliederung hier stattfände.“ Er scheint also in der Regel eine Continuität annehmen zu wollen.

Die Länge des Stiels ist sehr verschieden; er kann beinahe so lang sein wie der Stapes (*Tupinambis*, Fig. 58) oder nur wenig kürzer (*Draco*, Fig. 27); bisweilen aber ist er sehr kurz, so bei *Mabuia* (Fig. 63), noch kürzer bei *Trachysaurus rugosus*. Sein inneres Ende, das die Verbindung mit dem Stapes vermittelt und also, wie wir oben (S. 294) sahen, bei vielen Lacertiliern eine Gelenkfläche trägt, hat meist einen ovalen oder runden Querschnitt und ist ziemlich dick. Entweder bleibt er so in seiner ganzen Länge (*Varanus*, Fig. 56; *Draco*, Fig. 27; *Heloderma suspectum*, Fig. 54), höchstens gegen das Trommelfell zu etwas dünner werdend, oder der laterale Theil des Stiels wird in der Richtung der grössten Länge des Insertionstheils bandförmig zusammengedrückt und ist dadurch in dieser Richtung biegsam (man vergl. z. B. die Figg. 63 u. 64 von *Mabuia*); quer dazu bleibt er ebenso breit oder wird noch etwas breiter. Sehr deutlich ist diese Abflachung des distalen Theils des Stiels bei *Lacerta ocellata*

1) LEYDIG giebt ihm in seiner Arbeit über die deutschen Saurier, p. 90, auch diesen Namen; doch ist es nicht unmöglich, dass er noch einen Theil des Insertionstheils dazu rechnet.

2) Deutsche Saurier, p. 90.

(Fig. 59). Bei *Tupinambis* ist der mediale runde Abschnitt des Stiels vom bandförmigen lateralen getrennt durch eine dünne, in allen Richtungen sehr biegsame Stelle. Der Zweck dieser Einrichtung ist mir unklar geblieben (Fig. 58).

Die Abflachung ist vor allem sehr stark, wo Stiel und Insertionstheil in einander übergehen, wodurch letzterer um seine kürzeste Axe auf dem Stiel beweglich ist, und zwar sein in der Mitte des Trommelfells liegendes Ende nach innen und aussen (*Mabuia*, Geckoniden). (Siehe darüber weiter unten.) Bei den Geckoniden ist der ganze Stiel stark bandförmig abgeflacht, am meisten aber und daher am beweglichsten distal, am Uebergang in den Insertionstheil (Fig. 9 u. 10). Bei den Lacertiliern, bei denen der Stiel ohne Verdünnung in den Insertionstheil übergeht, sind diese beiden gegen einander nicht beweglich (*Draco*, Fig. 27; *Heloderma*, Fig. 54; *Varanus*, Fig. 56; *Iguana*, Fig. 33, 34). Meist ist der Stiel dann noch etwas biegsam und elastisch; wenn er verkalkt, verliert er natürlich diese Eigenschaften.

Vom medialen Ende des Stiels, welches etwas medial von dem leistenförmig in die Paukenhöhle vorspringenden Körper des Quadratus liegt und diesen beinahe berührt oder ihm auch wohl aufliegt, geht bei vielen Lacertiliern ein Fortsatz ab, der nach vorn und etwas dorsal zieht und dessen Ende der medialen Fläche des Körpers des Quadratus mittels dessen Periost verbunden ist (Fig. 1, 25). Der Fortsatz, den PARKER¹⁾ bei *Lacerta* „infrastapedial“ genannt hat und den ich Processus internus nenne, steht meist etwa senkrecht zur Längsrichtung der Columella auris (z. B. *Iguana*, Fig. 33, 34); bei *Varanus* bildet er die mediale Fortsetzung des Stiels und ist nur schwach nach unten vorn gebogen (Fig. 56). Er ist bisweilen rund (*Varanus*, Fig. 56, und *Heloderma*, Fig. 54); alsdann verläuft sein sich verjüngendes Ende ventral auf dem Quadratum. Bei *Heloderma* endet er bindegewebig und verliert sich im Periost des Knochens. Meist ist der Fortsatz flach ausgebreitet quer zur Längsrichtung der Columella auris, wobei er bisweilen zu einer sehr zarten, dreieckigen oder trapezförmigen Knorpelplatte wird (*Amphibolurus barbatus*, *Gerrhosaurus nigrolineatus*, *Iguana tuberculata*, Fig. 34). Mit seiner längern oder kürzern Basis sitzt er alsdann dem Quadratum auf, während seine

1) On the structure and development of the skull in the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1879, V. 170, p. 615. Auf tab. 43, fig. 3 hat er den Processus internus verkehrt abgebildet.

Spitze in den Stiel der Extracolumella übergeht. Sein unteres, vorderes, auf dem Quadratum liegendes Ende ist bei einigen Arten auf diesem Knochen nach unten verlängert bis nahe an die Quadratum-Pterygoid-Verbindung (*Phrynosoma*, Fig. 41). Bei *Draco volans*, *Lophura amboinensis* und *Uromastix spinipes* reicht der Processus internus knorplig bis nahe an das starke Bindegewebe, das die beiden eben genannten Knochen verbindet. Bei *Uromastix spinipes* hat PETERS diesen Fortsatz verfolgt und sagt ¹⁾ darüber Folgendes: „An der Stelle aber, wo sich der Hammer mit dem Stapes verbindet, geht von ihm in einen rechten Winkel nach vorn und unten ein langer Fortsatz (Processus longus mallei) [mein Processus internus] ab, welcher an der innern Seite des Quadratbeins herabsteigt, um sich dann zwischen dem Quadratbein und dem hintersten Ende des Os pterygoideum hindurchdrängend, sehnig geworden vor dem innern Rande der Gelenkgrube des Unterkiefers in diesen hinein zu senken.“ — PETERS giebt eine Abbildung dieses Verhaltens, wobei er den Verlauf des Processus internus bis zum Unterkiefer eingezeichnet hat. Bei dem von mir untersuchten vollständig erwachsenen Exemplar von *Uromastix spinipes* fand ich zwar als Fortsetzung des Processus internus ein sehniges Band (Fig. 25), das sich auch noch zwischen Quadratum und Pterygoid eine kurze Strecke verfolgen liess, dann aber gegen das diese beiden Knochen verbindende Bindegewebe immer undeutlicher abgegrenzt wurde und ventral vom Pterygoid in die Kapsel des Quadratum-Unterkiefer-Gelenks nicht zu verfolgen war. Ebenso wenig gelang mir dies bei *Draco volans* und *Lophura amboinensis*, von welcher letztern Art ich auch ein sehr junges Exemplar untersucht habe. Schnittserien habe ich von diesen Thieren nicht angefertigt.

Bei allen untersuchten *Geckonidae*, *Uroplates*, den *Scincidae* und *Anguidae* fehlt der Fortsatz ganz; bei *Tupinambis nigropunctatus* ist er sehr klein (Fig. 58). PETERS meint den Fortsatz bei einem Embryo von *Hemidactylus (Gehyra) oceanicus* gefunden zu haben, also bei einem Geckoniden ²⁾; auf Schnittserien durch einen sehr jungen und einen etwas ältern Embryo von *Gecko verticillatus* habe ich den Fortsatz aber nicht gefunden. BAUR ³⁾ giebt von *Tarentola annularis* an, dass

1) Ueber die Gehörknöchelchen etc. bei *Sphenodon punctatus*, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1874, S. 44.

2) Ueber die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen, *ibid.*, 1869, p. 6.

3) Ueber das Quadratum der Säugethiere, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, 1886, p. 54.

„von dem Processus longus des Hammers (Infrastapedial PARKER) [meinem Processus internus] ein dünner Faden nach unten geht, um sich in den Unterkiefer einzusenken“.

GADOW ¹⁾ sagt von einer erwachsenen *Tarentola mauritanica*: „Mandibular connexions are absent. BAUR makes a statement, which I have not been able to corroborate, viz., that the „infrastapedial“ process [= meinem Processus internus] is connected with the mandible by a fine thread. On the other hand I find PETERS' remark correct ²⁾, that a fine semicartilaginous thread from the infrastapedial loses itself between pterygoid and quadrate.“ — BAUR und GADOW citiren dieselbe Arbeit von PETERS, und meines Erachtens geht aus GADOW's Beschreibung nicht hervor, dass er ein anderes Ligament gesehen als BAUR, nur dass BAUR gemeint hat es weiter verfolgen zu können. Ich untersuchte *Tarentola annularis*, fand aber keinen Processus internus. Ebenso wenig fand ich denselben bei den fünf andern von mir untersuchten Geckoniden und bei *Uroplates*; auch Schnittserien von *Gecko verticillatus* und *Hemidactylus frenatus* beweisen, dass der Fortsatz fehlt. GADOW hat ihn in seiner Abbildung der Columella auris etc. von *Gecko (Platydictylus) mauritanicus*, tab. 72, fig. 10, nicht eingezeichnet. Diesen Angaben von BAUR und GADOW kann ich also nicht zustimmen. GADOW untersuchte auch zwei Varaniden, nämlich *Psammosaurus scincus (Varanus griseus)* und *Hydrosaurus (Varanus) salvator*, und sagt ³⁾: „As in *Uromastix* there is a long basal process; it is continued into a round fibrous thread, which squeezes itself in between the quadrate and pterygoid bones. After the end of the pterygoid has been broken off, the thread is seen to be attached to the inner side of the distal part of the quadrate, some tendinous fibres being continued towards its distal end, but not to the mandible.“

Bei *Varanus salvator* und *Varanus niloticus* gelang es mir nicht eine bindegewebige Fortsetzung des Processus internus bis zwischen Quadratum und Pterygoid aufzufinden. GADOW fand bei *Teius* den Bindegewebsstrang ebenso weit ventral wie bei den beiden Varaniden.

Bei *Chamaeleon vulgaris* ist der Processus internus (Fig. 84) gut entwickelt, reicht aber nicht bis zum Pterygoid.

1) First and second visceral arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179, 1889, p. 470.

2) Die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1869, p. 6.

3) l. c. p. 469.

Der Processus internus ist also sehr verschieden ausgebildet, kann auch ganz fehlen (*Geckonidae*, *Scincidae*, *Anguidae*). Er befestigt die Columella auris am Quadratum; fehlt er, so geschieht die Befestigung nur durch Bindegewebe und die Schleimhaut der Paukenhöhle. Bei Varaniden und Iguaniden, wo Extracolumella und Stapes vermittels eines Schiebegelenks verbunden sind, wird der Fortsatz stärkere Bewegungen im Gelenk verhindern.

Wichtig ist, dass bei einigen Lacertiliern, wie *Phrynosoma*, *Draco volans*, *Heloderma*, *Lophura*, *Uromastix*, *Calotes* (Fig. 29), der Fortsatz auf dem Quadratum ventral zieht und dann in einen bindegewebigen Strang übergeht; ob letzterer wirklich noch zwischen Pterygoid und Quadratum hindurch zieht, wage ich nicht zu entscheiden. Ich konnte in dem diese Knochen verbindenden Bindegewebe den Strang niemals bestimmt verfolgen. Jeden Falls aber hat diese ventrale Verlängerung des Knorpels keine Bedeutung für die Befestigung der Columella; sie deutet daher darauf, dass der Processus internus sich früher weiter ventral ausgedehnt hat und ein alter, jetzt in Rückbildung begriffener Fortsatz der Extracolumella ist. Wenn dies so ist, müssen wir auch das Fehlen des Fortsatzes als secundär betrachten. *Tupinambis* hat noch einen Rest des Processus internus, der bis zum Quadratum reicht, aber so zart ist, dass derselbe gewiss für die Befestigung der Columella auris keinen Werth mehr hat.

Bei vielen Lacertiliern, wo der Fortsatz auftritt, bildet die Chorda tympani um denselben eine Schlinge und verfolgt nicht den kürzesten Weg vom Facialis zum Unterkiefer. Bei den Geckoniden hat die Chorda einen geraden, viel kürzern Verlauf, welcher durch Verschiebung aus dem längern Verlauf nur in dem Falle hervorgegangen sein kann, dass keine Verbindung der Columella auris durch den Processus internus mit dem Quadratum bestand. Solche Verbindung fehlt ja auch bei den Geckoniden. Diese Verbindung zwischen dem Verlauf der Chorda tympani und dem Auftreten des Processus internus deutet auf ein hohes Alter des letztern hin (hierüber sehe man weiter unten, § 7, S. 337).

Auch das Auftreten des Processus internus bei *Chamaeleon vulgaris* beweist, dass derselbe alt ist und dass er den Stammformen der heutigen Lacertilier zukam. Dabei ist es, wegen der bei einigen Agamiden u. a. Arten auftretenden ventralwärts gerichteten Verlängerung sehr wahrscheinlich, dass er früher weiter ventral zog und

wir ihn jetzt nur in mehr oder weniger rückgebildetem Zustande kennen.

Da er bei vielen Lacertiliern fehlt, bei *Tupinambis* stark rückgebildet ist, scheint er jetzt ohne grosse Bedeutung. Wenn früher aber das Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella besser ausgebildet war und ausgiebigere Bewegungen zulies, wovon ich die Wahrscheinlichkeit oben betont habe, muss eine etwas biegsame, aber doch feste Verbindung des innern Endes der Extracolumella mit dem Quadratum wichtig gewesen sein, da hierdurch zu starke Bewegungen im Gelenk verhindert wurden. Und vielleicht war dies früher die Bedeutung des Processus internus und hat dies ihn wenigstens proximal vor Rückbildung behütet. Wenn später das Gelenk in ein straffes Gelenk überging, verlor der Fortsatz seine Bedeutung und verschwand bei vielen Arten auch sein proximaler Theil. Durch die Verbindung mit dem Quadratum wird die Stelle des Gelenks zwischen Stapes und Extracolumella ziemlich genau bestimmt; genannte Stelle liegt etwas medial vom Körper des Quadratus. Dort liegt der Uebergang auch noch bei nahezu allen Lacertiliern, die die Verbindung mit dem Quadratum verloren haben; eine Ausnahme macht aber *Trachysaurus rugosus*, wo das Gelenk lateral vom Körper des Quadratus liegt und nur sehr wenig vom Trommelfell entfernt ist. Dadurch ist bei dieser Art der Stapes so ausserordentlich viel länger als der Stiel der Extracolumella. Bei den Lacertiliern mit einem Processus internus wird die relative Länge von Stapes und Extracolumella bestimmt durch die Entfernung des Körpers des Quadratus vom Prooticum medial und dem Trommelfell lateral. Liegt, wie bei den Geckoniden, das Trommelfell tief eingesunken, dann bedeutet dies eine Verkürzung der Extracolumella, nicht des Stapes.

Der Insertionstheil der Extracolumella liegt entweder vollständig im Trommelfell (Fig. 5, 9), oder seine Mitte liegt medial von dieser Membran und geht dort in den Stiel der Extracolumella über, der dann nicht ganz bis zum Trommelfell reicht (Fig. 33, 63). In letzterm Fall bleibt eine Lücke zwischen Trommelfell und Insertionstheil, die von der Schleimhaut der Paukenhöhle ausgefüllt wird und in deren einer Falte die ganze Columella auris liegt. Stets besteht der Insertionstheil aus zwei Abschnitten, die beide vom Stiel der Extracolumella abgehen; der eine zieht ventral und mehr oder weniger nach vorn, bis er ungefähr die Mitte des Trommelfells erreicht, der andere in entgegengesetzter Richtung, dorsal und mehr oder weniger caudal bis zum hintern, dorsalen Rande des Trommelfells. Den erstern Fortsatz

hat PARKER ¹⁾ „Extrastapedial“, den zweiten „Suprastapedial“ genannt. Da ich sie nicht als zum Stapes gehörig betrachte, schliesse ich mich dieser Bezeichnung nicht an. Ich nenne sie Pars inferior, resp. Pars superior. Sie sind am deutlichsten von einander unterscheidbar, wenn nur ihre Enden im Trommelfell liegen, die Anfangstheile aber, welche vom Stiel ausgehen, medial davon. Dies fand ich bei *Varanus* (Fig. 56), *Iguana* (Fig. 33), *Mabuia* (Fig. 63), *Lygosoma* und *Zonurus cordylus*.

Liegt der Insertionstheil ganz im Trommelfell, so bilden die beiden Stücke zusammen einen geraden Knorpelbalken. Alsdann wird nur durch den Stiel angegeben, wo die Grenze zwischen Pars inferior und superior liegt. Bei *Draco volans* ist der Insertionstheil im Trommelfell zu einer eiförmigen Platte verbreitert, die nur gut zweimal so lang wie breit ist und deren stumpfes Ende der Spitze der Pars superior entspricht (Fig. 27); die Trennung in zwei Stücke ist hier beinahe verwischt.

Bei vielen Genera ist der Insertionstheil ein im Trommelfell abgeflachter Stab, so bei allen *Agamidae*, *Phrynosoma* etc.; bei andern ist sein Durchmesser quer zur Trommelfellebene viel beträchtlicher als in dieser Ebene (*Tupinambis*, Fig. 58; *Geckonidae*, Fig. 5, 9; *Uroplates*). Die Pars inferior ist meist länger als die Pars superior (*Lacerta*, Fig. 59; *Heloderma*, Fig. 54; *Mabuia*, Fig. 63; *Geckonidae*, etc. etc.); bisweilen sind sie aber beinahe gleich lang (*Varanus*, Fig. 56; *Iguana*, Fig. 33; *Tupinambis*, Fig. 58). Neben ihnen treten oft noch andere Fortsätze auf, die auch im Trommelfell liegen und mit ihnen zusammen den Insertionstheil bilden. Von diesen Fortsätzen sind aber die Pars superior und inferior durch die Art ihrer Insertion leicht zu unterscheiden; weiter werden sie noch charakterisirt durch ein nie fehlendes sehniges Band, das ihre Enden im Trommelfell verbindet und dann von der Pars superior auf der Vorderfläche des Processus paroticus medialwärts zieht und dort entspringt, entweder von diesem Knochen oder von einem ihm aufliegenden Knorpel. Liegt der Insertionstheil ganz im Trommelfell, was bei der Mehrzahl der Lacertilier der Fall ist, so verbindet der Trommelfellabschnitt der Sehne sich mit dessen ganzer Aussenfläche (*Gecko*, Fig. 10; *Tupinambis nigropunctatus*, Fig. 58); sonst bildet die Sehne mit dem Processus inferior und superior ein Dreieck (*Iguana*, Fig. 33; *Mabuia*,

1) On the structure and development of the skull in the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 170, 1879.

Fig. 63; *Varanus*, Fig. 56). Bei *Lacerta ocellata* ist der Insertionstheil etwas gebogen, trotzdem aber liegt die Sehne ihm auch in seiner Mitte noch beinahe auf, so dass keine Lücke zwischen ihnen bleibt (Fig. 59). Bei *Chamaeleon vulgaris* fehlt ein Trommelfell; die Sehne aber ist hier gut entwickelt (Fig. 83, 84), und wenn auch ihr Verlauf ein etwas abweichender ist, so bleibt sie als solche kenntlich; durch diese Sehne ist es möglich, auch hier mit grösserer Bestimmtheit, als es aus der Lage allein möglich sein würde, die verschiedenen Abschnitte der Extracolumella aufzufinden. Die Pars superior und inferior sind beide entwickelt, und PARKER¹⁾ hat sie richtig unterschieden unter der Bezeichnung „suprastapedial“ und „extrastapedial“. GADOW's²⁾ Annahme, das „Extrastapedial“ fehle, ist unrichtig. Der Insertionstheil ist hier ganz so entwickelt wie bei *Draco volans* (Fig. 27, 84), nur etwas schmaler.

Wie oben schon gesagt, giebt es noch andere Fortsätze der Extracolumella, die auch zum Insertionstheil gehören. Oft fehlen dieselben ganz oder sind sehr wenig entwickelt, bisweilen auch ziemlich stark. Man kann einen Fortsatz unterscheiden, der nach vorn und mehr oder weniger dorsal zieht, während ein anderer caudal und mehr oder weniger ventral geht. Ihr inconstantes Auftreten beweist ihre untergeordnete Bedeutung, weshalb ich sie Processus accessorii nenne und zwar den vordern Processus accessorius anterior, den hintern Processus accessorius posterior (Fig. 34). In der Literatur finde ich sie nirgends beschrieben, doch ist bei *Lacerta*, bei *L. ocellata* wenigstens, der Processus accessorius posterior deutlich. Bei *Anguis* fehlen sie beide.

Sie entspringen meist von der Pars superior, entweder beinahe von deren oberem Ende oder näher dem Stiel der Extracolumella. Bei den Geckoniden geht der Processus accessorius anterior von der Pars inferior ab, sehr nahe der Stelle, wo dieser mit dem Stiel und der Pars superior zusammentrifft (Fig. 8, 9). Bei den andern Familien, von denen ich mehrere Arten untersucht habe, erwies der Ursprung der Processus accessorii, wiewohl diese immer von der Pars superior abgehen, sich als längs derselben sehr variabel.

Ihre Ausbildung ist bei vielen Familien regellos. So ist, unter den *Agamidae*, der Processus accessorius posterior ziemlich gross

1) On the structure of the skull in the Chamaeleons, in: Trans. zool. Soc. London, 1881.

2) On the first and second visceral arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179, 1888.

bei *Lophura amboinensis*, nur angedeutet als stumpfer Höcker bei *Uromastix* und *Amphibolurus barbatus*; vollständig fehlt er bei *Agama colonorum*, *Draco volans* und *Calotes jubatus*. Bei derselben Familie ist der Processus accessorius anterior niemals gross, aber bei *Uromastix* und *Lophura* kurz und dick, bei *Agama* nur angedeutet, und bei *Draco* fehlt er. Bei den *Iguanidae* finden wir dieselbe Regellosigkeit. Für die Systematik sind die Processus accessorii also höchstens zur Unterscheidung von Genera wichtig. Bei den *Geckonidae* ist der Processus accessorius posterior meist nur klein (Fig. 8, 9); die Processus accessorii sind hier wichtig für die Isolirung eines mittlern, stark lateral vorgewölbten Abschnittes des Trommelfells gegen den flachen Randtheil (siehe darüber oben bei *Gecko verticillatus*). Bei den Geckoniden werden die Processus accessorii daher wohl immer in derselben Weise ausgebildet sein.

Ihr verschiedener Ursprung und die Regellosigkeit ihres Auftretens macht es wahrscheinlich, dass wir es hier oft mit unabhängig von einander entstandenen Fortsätzen zu thun haben, die dort kräftiger ausgebildet sind, dort wieder fehlen, wobei aber bisweilen Rückbildung eine Rolle gespielt haben mag.

Mag auch bei einigen Lacertiliern eine zunehmende Dicke des Trommelfells (vergl. den dieses behandelnden Paragraphen) eine Verbreiterung des Insertionstheiles (*Draco volans*) und Verschwinden der Processus accessorii bewirken, bei den Lacertiliern im Allgemeinen finde ich nichts, was sich als Grund für die Auffassung verwerthen liesse, dass die Processus accessorii nur durch Rückbildung fehlen und ursprünglich allen Lacertiliern gemeinsam gewesen sein sollten. Diese Annahme ist daher zurückzuweisen, demnach müssen die Fortsätze neuere Bildungen sein. Man braucht daher bei andern Ordnungen der Reptilien nicht nach ihnen homologen Fortsätzen zu suchen, und so weit aus der Literatur ersichtlich ist, treten sie bei diesen denn auch nicht auf. Den Crocodiliern fehlen sie.

Andere knorpelige Fortsätze fand ich bei den meisten Lacertiliern nicht. Bei zwei Agamiden aber, *Agama colonorum* und *Calotes jubatus*, geht vom Stiel der Extracolumella ein Band ab und zieht parallel dem Trommelfell ventral bis an die Schleimhaut auf dem M. pterygoideus, medial vom Articulare des Unterkiefers (Fig. 28, 29). Bei *Agama colonorum* ist der Stiel der Extracolumella am Ursprung des Ligaments zu einem dünnen, langen Fortsatz ausgezogen, bei *Calotes* ist dies nur angedeutet. Das Band liegt bei letzterer Art ganz frei, bei *Agama* in einer hohen Schleimhautfalte, die vom Trommel-

fell ausgeht. Auf diesem Weg wird natürlich auch das Band bei *Calotes* seinen Schleimhautüberzug bekommen. Wahrscheinlich ist es ein im Trommelfell entstandener Bindegewebsstrang, der sich später von diesem gelöst hat, indem er in eine stets höhere Falte medial vom Trommelfell zu liegen kam. Bei diesen beiden Arten fehlt ein *Processus accessorius posterior*; möglicher Weise ist der Fortsatz bei *Agama* dessen Homologon. Dann würde ein von diesem *Processus accessorius* im Trommelfell ventral ziehendes starkes Bündel von Bindegewebsfasern der Ursprung für das Ligament gewesen sein. Eine andere Erklärung für die Entstehung des bei *Calotes* doch ganz frei durch die Paukenhöhle ziehenden langen Bandes kann ich nicht finden. Es scheint mir nicht thunlich, ihn als einen früher ganz knorpeligen Stab aufzufassen. Bei *Amphibolurus barbatus*, *Uromastix spinipes* und *U. acanthinurus*, welch letztere Art ich speciell hierauf untersucht habe, fehlt jede Spur davon. Ebenso wenig fand ich es bei *Draco volans*, doch ist diese Art so klein und hat ein so dickes Trommelfell, dass ein in letzterm verlaufendes Band mir sehr leicht entgangen sein kann.

Den Agamiden kommt noch ein Bändchen zu, das vom medialen Ende des Stieles der Extracolumella abgeht und, in der Schleimhautfalte der Columella auris dorsal und caudal ziehend, sich inserirt an einem Knorpelstückchen, von dem die Sehne der Extracolumella, welche ich oben schon erwähnt habe, abgeht (Fig. 29). Das Bändchen besteht aus straffem Bindegewebe und hilft dem *Processus internus* bei der Befestigung des medialen Endes der Extracolumella. Von den untersuchten Agamiden fehlte es nur *Amphibolurus barbatus*. Es findet sich auch bei *Phrynosoma cornutum*, einem Iguaniden, wo sogar der Stiel der Extracolumella, dort wo sich das Bändchen inserirte, einen sehr kleinen Fortsatz trug. Den übrigen Lacertiliern fehlt das Bändchen.

Bei *Chamaeleon vulgaris* geht vom *Processus inferior* ein sehniges Band ventral zu dem nur sehr wenig entfernten Unterkiefer (Fig. 83, 84); seine Fasern sind eine Fortsetzung der Fasern der Sehne des Insertionstheiles. Möglicher Weise ist es ein Rest der mittlern Schicht des Trommelfells; die Grenze des Knorpels der *Pars inferior* ist sehr scharf; eine Fortsetzung desselben, ein nicht verknorpelter Theil, ist es nicht. PARKER¹⁾ hat es nicht beschrieben.

1) On the structure of the skull in the Chamaeleons, in: Trans. zool. Soc. London, V. 9, 1881.

Jetzt bleibt mir noch übrig, einige andere, von verschiedenen Autoren beschriebene Bänder zu besprechen. Wichtig ist die Mittheilung von DOLLO¹⁾, weil er dem von ihm aufgefundenen Band eine grosse Bedeutung zuschreibt. Er sagt p. 584: „I have found in several Lacertilia (*Leiolepus guttatus*, *Ctenosaura pectinata*, *Uromastix spinipes*, *Lophyrus dilophus*, *Basiliscus vittatus*) a small bone . . . which is connected with the articular element of the mandible by means of a malleo-articular ligament.“ DOLLO's „small bone“ ist der Insertionstheil der Extracolumella. Er giebt eine Abbildung der Columella auris von *Uromastix spinipes* mit dem Ligament (tab. 41, fig. 1, 2), aus der der Verlauf des letztern ersichtlich ist. Es geht von der Stelle der Extracolumella ab, wo Stiel und Insertionstheil sich verbinden, und darauf gerade ventral, um sich, dicker geworden, mit dem hintern Ende des Unterkiefers zu verbinden. Bei den von mir untersuchten Agamiden und Iguaniden, aus welchen beiden Familien DOLLO seine Beispiele genommen hat, fand ich dieses Ligament nicht. Von den von ihm genannten Arten untersuchte ich zwar nur *Uromastix spinipes*, aber wenn das Ligament bei den sehr verschiedenen Arten von Lacertiliern, die DOLLO nennt, vorkäme, könnte es doch schwerlich bei allen neun von mir untersuchten Arten fehlen. Ich weiss nur eine Erklärung für diesen sehr befremdlichen Unterschied zwischen DOLLO's und meinen eigenen Befunden, dass er nämlich das stärkere Faserbündel gemeint hat, das im Hinterrande des Trommelfells vom Processus paroticus zum Unterkiefer zieht. Diese Fasern berühren erstens die Spitze des Processus superior und zweitens oftmals die des Processus accessorius posterior, so dass es bei ungenauerer Präparation den Eindruck macht, als seien die Fasern eine Fortsetzung des letztern Fortsatzes. Vor allem bei Agamiden bilden diese Fasern ein deutliches, wenn auch nicht scharf begrenztes Band. Nur konnte ich dieses niemals bestimmt bis zum Unterkiefer verfolgen; auch hat es nur Beziehungen zum Insertionstheil, nicht aber zum Stiel der Extracolumella, wie DOLLO zeichnet. Ziemlich gut stimmt mit DOLLO's Ligament das oben von *Calotes jubatus* und *Agama colonorum* beschriebene Band von der Extracolumella zur ventralen Paukenhöhlenwand; allein dieses fehlt *Uromastix* und den meisten untersuchten Agamiden und den drei Iguaniden vollständig und geht auch nicht zum Unterkiefer. DOLLO's Mittheilung beruht also jeden Falls auf

1) On the malleus of the Lacertilia, etc., in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 23, 1883, p. 579.

weniger genauer Präparation, und ein bindegewebiges Band, von der Extracolumella durch die Paukenhöhle ventral zum Unterkiefer, besteht nicht.

COPE ¹⁾ beschreibt von *Heloderma suspectum* ein Ligament, das von der Mitte des Insertionstheils der Extracolumella, immer dünner werdend, ventral bis zum Unterkiefer geht. Ich habe bei der nämlichen Art vergebens nach einem Ligament gesucht. COPE sagt schon, dass es sehr zart sei, und weiter (p. 95): „I am doubtful of the significance.“ Am wahrscheinlichsten ist mir noch, dass er ein Ligament künstlich herauspräpariert hat, entweder aus dem Trommelfell oder auf andere Weise. Den Processus internus hat er richtig gesehen, wie auch die Chorda tympani, und diese kann er also nicht meinen.

Wenn wir das oben über die Extracolumella der *Lacertilia* Gesagte zusammenfassen, so finden wir, dass dieselbe aus drei Abschnitten besteht, nämlich: a) einem die Verbindung mit dem Trommelfell vermittelnden Insertionstheil, der meist ein gerader Knorpelstab ist und nicht als ursprünglich aus zwei Theilen bestehend aufgefasst werden darf („Suprastapedial“ und „Extrastapedial“ nach PARKER, meine Pars superior und inferior); b) einem von dem vorigen Abschnitt medial bis zum lateralen Ende des Stapes ziehenden Stiel und c) einem vom medialen Ende des Stiels abgehenden Processus internus, der eine alte Verbindung mit dem Quadratum herstellt und früher weiter ventral ging, jedoch bei den heutigen Lacertiliern, so weit ich sie untersucht habe, nicht sicher bis zum Unterkiefer verfolgt werden kann. Die andern Fortsätze sind nur von untergeordneter Bedeutung und nicht constant. Eine Verbindung mit dem Unterkiefer, neben der die vielleicht durch den Processus internus zu Stande kam, fehlt. Constant ist ferner eine Sehne, die im Trommelfell vom ventralen Ende des Insertionstheils zum dorsalen und dann von diesem, der Vorderfläche des Processus paroticus eng anliegend, medialwärts zieht. Ueber seine Insertion vergleiche man das weiter unten in § 13 über den Zungenbeinbogen Gesagte.

Bei beinahe allen untersuchten Geckoniden fand ich einen kleinen Muskel der Columella auris. Er entspringt vom dorsalen, verbreiterten

1) The structure of the Columella auris in the Pelycosauria, in: Mem. nation. Acad. Sc., V. 3, 1885, p. 94. — Was er von PETERS' Ligament sagt, ist irrig: PETERS hat eben sein Hypostapedial-Ligament [= Processus internus] gemeint, nicht die Chorda tympani, wie COPE annimmt.

Ende des Zungenbeinbogens, womit dieser sich an den Processus paroticus heftet, und inserirt sich am Processus accessorius posterior der Extracolumella (Fig. 8). Er liegt am dorsocaudalen Rande des Trommelfells direct unter der Haut der äussern Gehörhöhle und zieht von hinten lateral nach vorn, ventral und medial. Ueber seine Function vergleiche man das bei *Gecko verticillatus* Gesagte. Er ist ein Erschlaffer des Trommelfells. Die mediale Fläche des Muskels wird vom Muskelast des Nervus facialis berührt und wahrscheinlich auch von einem Aestchen desselben innervirt. Doch ist es mir bei *Gecko*, da Blutgefässe das Bild auf den Querschnitten undeutlich machten, nicht gelungen, das zarte Nervenästchen für den Muskel bis zum Facialis zu verfolgen, und bei *Hemidactylus frenatus* habe ich überhaupt kein Nervenästchen vom N. facialis, wo er dem Muskel eng anliegt, abgehen sehen und ebenso wenig im Muskel selbst einen Nervenast finden können. Wahrscheinlich tritt bei letzterer Art der Nerv direct nach seiner Abzweigung aus dem Facialis in den Muskel und vertheilt sich dort. In meinen mit Boraxkarmin gefärbten Schnitten war es nicht möglich, sehr dünne Nervenfaserbündel bestimmt als solche zu erkennen und zu verfolgen. Da aber auch keine andern Nerven in der Nähe des Muskels auftreten und das Nervenästchen bei *Gecko* bis dicht an den Nervus facialis verfolgt werden konnte, muss ich wohl annehmen, dass der Muskel vom N. facialis innervirt wird.

Ich fand den Muskel bei *Gecko verticillatus*, *Pachydactylus bibroni*, *Thecadactylus rapicaudus*, *Hemidactylus frenatus* und *Tarentola annularis*. Bei *Ptyodactylus lobatus* konnte ich ihn nicht finden; vielleicht ist er so klein, dass ich ihn übersehen habe, wiewohl ich an beiden Seiten des Kopfs nach ihm gesucht habe. Bei *Uroplates* fehlte er gleichfalls, war aber vielleicht als Band entwickelt. Bei allen andern Lacertiliern fehlt er.

Dieser Muskel wird wohl ein Derivat der Facialis-Musculatur, also des Sphincter colli oder des Depressor mandibulae sein; seine Lage ist aber eine sehr isolirte, und er hat keine Beziehungen mehr zu dieser Musculatur. Seine Entwicklung habe ich nicht verfolgt.

Ob er ein ursprünglich allen Lacertiliern zukommender Muskel oder bei den Geckoniden neu entstanden ist, lässt sich schwer entscheiden. Die Veränderungen des Zungenbeinbogens bei den Lacertiliern (siehe weiter unten beim Zungenbeinbogen) würden eine genügende Erklärung für seine Rückbildung und sein endliches Verschwinden geben, während der primitivere Zustand des Zungenbeinbogens bei Geckoniden mit seinem Fortbestand bei diesen in Verbindung

gebracht werden könnte. An der andern Seite ist aber für diesen Muskel, wie er bei den Geckoniden auftritt, ein tief liegendes Trommelfell mit äusserer Gehörhöhle nothwendig, und alles deutet doch darauf hin, dass nicht die tiefe, sondern die oberflächliche Lage des Trommelfells bei den Lacertiliern die ursprüngliche ist (siehe § 11, 12). So weit mir bekannt, ist der Muskel noch nicht beschrieben.

Einen andern Muskel fand ich bei den Lacertiliern nicht, demnach fehlen den meisten Lacertiliern Muskeln der Columella auris vollständig. Hierin stimme ich mit allen spätern Untersuchern, wie WINDISCHMANN ¹⁾, LEYDIG ²⁾ und KILLIAN ³⁾, überein, die die ältern Angaben von GEOFFROY ⁴⁾ und SCARPA ⁵⁾ über einen Muskel berichtigt haben.

PARKER ⁶⁾ jedoch beschreibt, nachdem WINDISCHMANN und LEYDIG das Fehlen eines Muskels schon festgestellt hatten, von neuem einen Muskel der Columella auris. Er sagt p. 615 von der erwachsenen *Lacerta*: „The „Stapedius“ muscle arises (fleshy) from the outer part of the paroccipital process (opisthotic and exoccipital combined), and is inserted (fleshy) between the outer broad, and the inner narrow, lobes of the suprastapedial.“ Auf tab. 43, fig. 4, 6 bildet er den Muskel von *Lacerta agilis* ab, und daraus geht hervor, dass der Stapedius von PARKER die Sehne der Extracolumella ist; diese ist aber weder bei *Lacerta viridis* und *L. ocellata* noch bei allen andern von mir untersuchten Lacertiliern fleischig. Es ist eine Sehne, kein Muskel.

C. K. HOFFMANN ^{7 und 8)} beschreibt einen Musculus stapedius von Embryonen von *Lacerta agilis*. In Bezug darauf sagt er ⁸⁾: „Der, so weit mir bekannt, zuerst von HUXLEY unter den Reptilien bei den Crocodilen beschriebene Musculus stapedius kommt auch bei den

1) De penitiori auris in Amphibiis structura, 1831.

2) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872, p. 87.

3) Zur vergleich. Anat. und vergleich. Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln, in: Anat. Anz., V. 5, 1890, p. 227.

4) Abhandlungen von dem Gehörwerkzeuge des Menschen, der Amphibien und Fische, Leipzig 1780.

5) Anatomicae disquisitiones de olfactu et auditu, Mediolani 1744.

6) On the structure and development of the skull in the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 170, 1879.

7) Ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan en het gehoorbeentje bij de Reptilien, in: Verhand. natuurk. Afd. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Deel 28, 1889.

8) in: BRONN's Thierreich, V. 6, Abth. 3, Reptilien, p. 2020.

Eidechsen vor. Er entspringt hier von einem durch HUXLEY als „Processus paroticus“ bezeichneten Fortsatz des knorpiligen Labyrinths, verläuft über der Paukenhöhle nach vorn und setzt sich an den Rand und an die Aussenfläche der verbreiterten und mit dem Paukenfell verbundenen Endplatte des Hypostapes [= meiner Extracolumella]. In seinem Verlauf kreuzt der *Musculus stapedius* den *Ramus posterior nervi facialis*, der über den Stapes hingeht.“ Der *N. facialis* giebt den „*Ramus stapedius* für den *M. stapedius* ab, ein äusserst zartes Aestchen, welches gerade dort von dem *Ramus posterior nervi facialis* entspringt, wo dieser den *M. stapedius* kreuzt“. HOFFMANN ¹⁾ bildet den Muskel in einer nach verschiedenen Schnitten combinirten Figur ab. Aus seiner Beschreibung und der Abbildung geht hervor, dass er die von mir beschriebene Sehne gefunden hat. Das Nervenästchen bildet er nicht ab.

KILLIAN ^{2 und 3)} spricht gleichfalls von einem *M. stapedius* der Lacertilien; er sagt ³⁾ p. 648: „Bei den Reptilien lässt sich die Entstehung des Stapedius entwicklungsgeschichtlich leicht verfolgen. Da ich vom Crocodil keine genügend jungen Stadien gesehen habe, so beschränke ich mich auf die Befunde bei Eidechsenembryonen. Zu der Zeit, wo das Infrastapediale vorknorpelig ist, fand ich von der dorsalen Facialismuskulatur, die in ihrer Gesamtmasse den *Depressor maxillae inferioris* [= *Depressor mandibulae*] vorstellt und nur eine dünne dorsale Hautmuskelschicht abzuspalten hat, noch keine besondern Faserzüge als Anlage des Stapedius abgesondert. Später dagegen, wenn der Columellaapparat vollständig knorpelig ausgebildet ist, sieht man vom vordern Rande des *Depressor maxillae* eine Fasergruppe abgezweigt, welche bereits die Merkmale eines *M. stapedius* besitzt. Sie wird vom *Depressor maxillae* seu *Digastricus* aus innervirt, wenigstens ist es mir bisher nicht gelungen, ein besonderes *Facialis*ästchen zu ihr zu verfolgen.“ KILLIAN giebt keine Abbildung, und vom Verlauf dieses Muskels wird in seiner oben citirten Beschreibung nicht gesprochen. Den erwachsenen Lacertiliern soll er fehlen ²⁾. Ob er dem

1) Ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan en het gehoorbeentje bij de Reptilien, in: Verhand. natuurk. Afd. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Deel 28, tab. 3, fig. 5.

2) Zur vergl. Anat. und vergl. Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln, in: Anat. Anz., V. 5, 1890, p. 226.

3) Ohrmuskeln des Crocodils, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890.

HOFFMANN'schen Muskel homolog ist, ist denn auch aus KILLIAN's Mittheilung nicht ersichtlich, aber scheint mir wohl wahrscheinlich.

Zusammenfassend, finden wir also Folgendes: Allen Lacertiliern kommt eine, vom Processus paroticus oder von einem diesem aufliegenden Knorpelstückchen entspringende Sehne zu, welche ich bei den ausgewachsenen Thieren niemals mehr fleischig fand.

Doch mag diese Sehne früher wohl ein Muskel gewesen sein. Dafür spricht die enge Verwandtschaft, die zwischen Muskelgewebe und typischem Sehnengewebe besteht. Hat HOFFMANN wirklich embryonales Muskelgewebe gesehen, so kann daran nicht gezweifelt werden.

KILLIAN spricht sogar von einer Abzweigung von Fasern vom Depressor mandibulae, doch ist, wie gesagt, nicht festgestellt, ob er den in Rede stehenden Muskel vor sich gehabt hat. Die von ihm befürwortete Homologie schien sehr wahrscheinlich, so lange von den Sauropsiden nur ein Mittelohrmuskel bekannt war, aber der oben beschriebene Laxator tympani der Geckoniden kommt jetzt dazu, und möglicher Weise hat KILLIAN sein Homologon bei *Lacerta* gefunden.

Jeden Falls deutet das Auftreten eines Stapes-Extracolumella-Gelenks auf einen früher vorhandenen Muskel der Columella auris. Und dann mag die Sehne aus ihm hervorgegangen sein. Dann ist es auch nicht unmöglich, dass der Laxator tympani eine von diesem frühern Muskel, der jetzt zu einer Sehne degradirt ist, abgespaltene Portion ist, die im Laufe der Zeit ihre Lage geändert hat. Doch ist es unmöglich, hierüber bei der heutigen Kenntniss dieser Muskeln etwas auszusagen.

Wenn ehemals die Sehne ein Muskel gewesen, so kann derselbe, wie sein Verlauf zeigt, bei seiner Contraction nur die Extracolumella derart auf dem Stapes in dem Gelenk bewegt haben, dass dadurch die Pars superior medialwärts, die Pars inferior dagegen lateralwärts verschoben wurde. Und dadurch muss der Muskel als Spanner des Trommelfells functionirt haben. Die Sehne, welche ihm dann jetzt entspricht, hat diese Function noch. Man kann sich davon leicht überzeugen, indem man das Trommelfell rings um den Insertionstheil der Extracolumella löst. Alsdann nimmt letzterer, vom Trommelfell nicht mehr in seiner Lage gehalten, sofort eine mehr schräge Lage zum Stiel der Extracolumella an, so dass der Processus inferior viel weiter lateral reicht. Diese Bewegung kann nur von der Sehne verursacht werden und beweist, dass die Mitte des Trommelfells vom Ende der Pars inferior lateralwärts gedrückt und dadurch von diesem

Fortsatz durch den von der Sehne auf die Pars superior ausgeübten Zug gespannt wird. Bei einigen Arten mit dickern Trommelfell ist letzteres nicht stark gespannt und nur sehr wenig lateral vorgewölbt; hier ist der Einfluss der Sehne ein sehr geringer. Diese Function der Sehne erklärt auch ihr allgemeines Auftreten.

Bei allen Lacertiliern ist also eine Sehne entwickelt, die das Trommelfell spannt und früher als Muskel ausgebildet war. Bei den Geckoniden kommt dazu ein Muskel, der als Laxator tympani functionirt.

Bei den Crocodiliern tritt desgleichen ein Muskel der Columella auris auf, den HUXLEY¹⁾ zuerst beschrieb und M. stapedius nannte. Sehr genau hat KILLIAN²⁾ diesen Muskel, den er gleichfalls M. stapedius nennt, untersucht; in seiner Abhandlung findet sich eine vollständige Uebersicht der Literatur. KILLIAN kam zu dem Resultat, dass der HUXLEY'sche M. stapedius der einzige Muskel sei, dass aber PETERS'³⁾ und GADOW's⁴⁾ Angaben bezüglich eines Tensor tympani unrichtig seien. Der Muskel ist ein Spanner des Trommelfells. Er entspringt vom Squamosum, vom Processus paroticus (Processus exoccipitalis KILLIAN) und vom Occipitale laterale, zieht darauf an der dorsocaudalen Wand der Paukenhöhle lateral und inserirt sich am obern hintern Quadranten des Trommelfellrandes. Gerade dort ist der Rand zwischen zwei kleinen Fortsätzen des Quadratus ausgespannt, während er sonst überall dem Knochen dicht aufliegt. Der Muskel erhält Beziehungen zur Columella durch die Vermittlung zweier Schleimhautfalten, welche bei jungen Thieren Knorpelfortsätze der Columella auris enthalten und zwar das Suprastapediale. Der Muskel wird vom N. facialis innervirt.

Mit dem Zungenbeinbogen-Extracolumella-Muskel der Geckoniden hat er nur die Innervirung und theilweise die Insertion gemein, nicht aber den Ursprung, den Verlauf und die Function. Mit dem von der Sehne der Extracolumella der Lacertilier repräsentirten Muskel aber stimmt er überein im tiefen Ursprung vom Processus paroticus, im Verlauf lateralwärts, in der Insertion an dem Theil der Extracolumella,

1) Representatives of malleus and incus of the Mammalia, in: Proc. zool. Soc. London, 1869.

2) Die Ohrmuskeln des Crocodils, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890.

3) Gehörknöchelchen und MECKEL'scher Knorpel der Crocodile, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1868, p. 592.

4) First and second visceral arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179, 1888, p. 451.

der den dorsocaudalen Rand des Trommelfells erreicht, in der Function als Tensor tympani und in der Innervirung durch den N. facialis [diese Innervirung der Sehne bei *Lacerta* wird von HOFFMANN ¹⁾ angegeben].

Es besteht also eine sehr vollkommene Uebereinstimmung, woraus hervorgeht, dass die Sehne der Extracolumella homolog dem M. stapedius der Crocodilier ist. Diese Homologie versuchte bereits KILLIAN zu begründen, und wenn auch durch das Auftreten eines zweiten Muskels der Extracolumella bei den Geckoniden einige seiner Argumente ihre Beweiskraft verloren haben (so die, welche sich auf die Innervirung und die Insertion beziehen), so hat er doch durch seine Untersuchung eine Basis für die Feststellung der Homologie geschaffen.

Ein Homologon des Zungenbeinbogen-Extracolumella-Muskels hat man bei den Crocodiliern nicht gefunden. Hierdurch bekommt der Muskel der Geckoniden eine noch isolirtere Stellung, was meine Ansicht bestärkt, dass er nur eine Erwerbung der Geckoniden sei.

Die Extracolumella von *Sphenodon punctatus* weicht in ihrer Form erheblich von der der Lacertilier ab. Das auf dem Querschnitt ovale innere Ende derselben verbreitert sich lateralwärts rasch zu einer dünnen, etwas gebogenen Platte. Stiel und Insertionstheil kann man an derselben nicht unterscheiden (Fig. 90). Ueber die Verbindung mit dem Zungenbeinbogen und über den secundären Charakter der ganzen Einrichtung bei *Sphenodon* habe ich oben bereits ausführlich berichtet. Dass hierbei die Extracolumella stark abgeändert ist, kann uns nicht Wunder nehmen. Da sie aber die mittlere Schicht des Trommelfells und die Sehne der Extracolumella, die noch gut ausgebildet sind, erreicht, hat sie demnach keine weitgehende Rückbildung erfahren; sie reicht auch noch ebenso weit lateral wie zur Zeit ihrer vollen Function.

Bei den meisten Individuen zeigt die Knorpelplatte dorsal ein Loch (Fig. 90), lateral begrenzt durch Knorpel, der zum Zungenbeinbogen gehört ²⁾, während der mediale und dorsoventrale Rand von der Extracolumella gebildet werden. So weit das Loch in der Extracolumella liegt, bildet es einen Ausschnitt, durch welchen letztere in

1) Ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan etc. bij de Reptilien, in: Verhand. Afd. natuurkunde Akad. Wetensch. Amsterdam, Deel 28, 1889; und in: BRONN's Thierreich, Reptilien, 1890, p. 2021.

2) GADOW, First and second visc. arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179, 1888.

zwei Fortsätze getheilt wird. HUXLEY¹⁾ hat den ventralen, weitaus grössern Theil der Extracolumella „extrastapedial“ genannt, den medialen und dorsalen Fortsatz „suprastapedial“. Ersterer Fortsatz kann sehr wohl als der Pars inferior, letzterer als der Pars superior homolog betrachtet werden, also dem von PARKER²⁾ als „infrastapedial“ und „suprastapedial“ bei *Lacerta* unterschiedenen Abschnitt des Insertionstheils der Extracolumella. Von dem in der Mitte des Trommelfells liegenden Ende der Pars inferior geht auch bei *Sphenodon* die Sehne, welche dem M. stapedius von HOFFMANN und KILLIAN entspricht, im Trommelfell dorsal zum Processus paroticus. Vom „suprastapedial“ HUXLEY's ist die Sehne aber ganz frei, was vielleicht für secundär gehalten werden muss. Bei dem von PETERS³⁾ untersuchten Exemplar von *Sphenodon* war der Ausschnitt sehr gross und legte sich das „Suprastapediale“ medial vom dorsalen Ende des Zungenbeinbogens, ohne diesen zu berühren und mit ihm zu verschmelzen, an das dorsale Ende des Quadratum. Auch unterscheidet sich der Processus superior bei *Sphenodon* noch dadurch vom gleichnamigen Fortsatz der Lacertilier, dass er mit seinem Ende sich viel enger an den Schädel anlegt und das Trommelfell nicht erreicht. Ganz sicher ist für mich die Homologie dieses Fortsatzes noch nicht, allein einem andern Fortsatz der Extracolumella der Lacertilier ist er gewiss nicht homolog. Er könnte dann höchstens den Eidechsen fehlen. PETERS³⁾ betrachtet ihn als Homologon des Processus internus, und mit diesem hat er allerdings gemein, dass er zum Quadratum geht, doch verläuft er bei *Sphenodon* viel mehr lateral und dorsal und legt sich an einer ganz andern Stelle an das Quadratum, an die laterale Seite von dessen Körper. Es ist also kein Processus internus. Letzterer fehlt demnach bei *Sphenodon* vollständig. Das ventrale Ende der Pars inferior liegt meist fest gegen den Zungenbeinbogen an; GADOW⁴⁾ fand dasselbe aber bei einem seiner Exemplare frei und nannte es „infrastapedial“. Es hat aber mit dem von PARKER bei Lacertiliern beschriebenen Infrastapediale (meinem Processus internus) nichts gemein; das beweist seine Lage im Trommelfell.

1) Representatives of the malleus and incus of the Mammalia in the other Vertebrata, in: Proc. zool. Soc. London, 1869.

2) Skull of the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1879.

3) Gehörknöchelchen etc. von *Sphenodon punctatus*, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1874, p. 40.

4) On the modification of the first and second visc. arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1888.

Nach GADOW ist ein Ligament vorhanden, das die Spitze seines „infrastapedial“ mit dem Unterkiefer verbindet. Er sagt: „There are occasional traces of a ligamentous connexion between the distal end of the ‚infrastapedial‘ process and ‚the mandible‘.“ Nun ist zwar in der Mitte des Trommelfells die ventrale Fortsetzung der Sehne der Extracolumella als ein undeutlich gegen die übrige Aponeurose abgegrenzter, dickerer Theil derselben unterscheidbar, aber eine scharfe Trennung besteht nicht, und von einem „Ligament“ darf man gewiss nicht sprechen. GADOW fand es auch nur bei einem Exemplar. Meines Erachtens ist es nur ein stärkeres Faserbündel der Aponeurose (= der mittlern Schicht des Trommelfells), das nicht als Rest eines bei den Crocodiliern hyalinknorpeligen Stranges betrachtet werden darf (siehe weiter unten).

Bei *Sphenodon* fehlen also Fortsätze oder Ligamente, die auf eine frühere Verbindung mit einem der Visceralbogen deuten. Die bestehende Verbindung mit dem Zungenbeinbogen legte ich oben als eine secundär erworbene dar und von einem Zustande herleitbar, wie wir ihn jetzt noch bei den Geckoniden finden.

HUXLEY ¹⁾ hat die Columella auris der *Rhynchocephalia*, PARKER ²⁾ die der Lacertilia, GADOW ³⁾ die von beiden Ordnungen mit der Columella auris der Crocodilia verglichen, sie gebrauchen wenigstens für die Fortsätze der Columella die gleichen Namen. Aus ihrer Beschreibung und aus der Mittheilung von PETERS ⁴⁾ geht hervor, dass man an der Extracolumella der erwachsenen Crocodilier zwei Theile unterscheiden kann, die von einem sehr kurzen, dem Stapes aufsitzenden Knorpelstiel abgehen und diesen mit dem Trommelfell verbinden. Den einen derselben nannte HUXLEY „extrastapedial“; es ist eine sich lateral verbreiternde Knorpelplatte, die sich mit ihrem horizontalen lateralen Rande in der Mitte des Trommelfells inserirt und durch diese Lage mit dem Extrastapediale PARKER's der Lacertilier übereinstimmt; sie ist diesem, d. h. meiner Pars inferior homolog. Der andere Fortsatz, das „Suprastapediale“ HUXLEY's, endet im dorso-caudalen Rande des Trommelfells und erweist sich dadurch als Homo-

1) in: Proc. zool. Soc. London, 1869.

2) On the structure and development of the skull in the Crocodilia, in: Trans. zool. Soc. London, V. 11, Part 9, 1883, und Structure etc. of the skull in the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1879.

3) in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1888.

4) in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin.

logon der Pars superior der Lacertilier, der von PARKER ganz richtig „suprastapedial“ genannt wurde. Seine Form ist aber erheblich von der der Lacertilier verschieden, und bei jungen Crocodiliern erreicht das „Extrastapediale“, indem es sehr breit ist, den Hinterrand des Trommelfells, ventral vom „Suprastapediale“. Dass der von ihnen und später, wenn der Knorpel reducirt ist, was öfters geschieht, von ihren Schleimhautfalten ¹⁾ abgehende M. stapedius der Sehne der Extracolumella der Lacertilier homolog ist, habe ich schon oben betont. Es herrscht also in den wesentlichen Theilen Uebereinstimmung zwischen der Extracolumella der Crocodilier und der Lacertilier. Der Stiel ist bei den Crocodiliern zwar sehr kurz, das ist er aber bei einigen Lacertilern gleichfalls. Auch die gelenkige Verbindung mit dem Stapes haben sie gemeinsam. Es fehlt aber bei den erwachsenen Crocodiliern das Homologon des Processus internus der Lacertilier. Doch haben Untersuchungen von PETERS, PARKER und GADOW an Embryonen gezeigt, dass bei jungen Embryonen von der Extracolumella, dort wo sie sich mit dem Stapes verbindet, ein dicker Knorpelstab ventral zieht, der alsbald die Hinterfläche des Quadratus erreicht und längs dieses bis zum Unterkiefer verfolgt werden konnte, wo er, am hintern Rande der Gelenkfläche continuirlich in das noch vollständig knorpelige Articulare übergeht. Bei Embryonen von *Crocodylus* war dies sehr deutlich [PARKER ²⁾]; bei *Alligator* ist der Fortsatz mit dem Extrastapediale verschmolzen, wodurch seine Selbständigkeit verwischt wird. PARKER nennt ihn nach dem Vorgange HUXLEY's „Ceratohyale“, seinen dorsalen, vom eigentlichen Ceratohyale abgegliederten, aber continuirlich in die Extracolumella übergehenden Anfangstheil „Infrastapediale“. Ich habe oben schon darauf hingewiesen, dass der Processus internus der Lacertilier sich früher weiter ventral ausgedehnt haben muss. Wiewohl er noch nicht mit genügender Bestimmtheit bis zum Unterkiefer verfolgt worden ist, stimmt er doch bezüglich des Ortes, wo er von der Extracolumella abgeht, und im Verlauf ventral längs der Unterfläche des Quadratus so vollständig mit dem „Ceratohyale“ der Crocodilier überein, dass ich ihn als diesem homolog betrachte. Dies thut auch PARKER, indem er sowohl den Processus internus bei *Lacerta* ³⁾ als den Anfangstheil des „Ceratohyale“ der Crocodilier mit

1) KILLIAN, Die Ohrmuskeln des Crocodiles etc., in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890, p. 639.

2) Skull of the Crocodilia, in: Trans. zool. Soc. London, V. 11. Part 9, 1883, tab. 68, fig. 10, 11.

3) Skull of the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1879.

dem Namen „Infrastapediale“ belegt hat. Ob der Fortsatz bei Embryonen von Lacertiliern noch bis zum Unterkiefer reicht, ist noch nicht bekannt. Weder PARKER¹⁾ noch HOFFMANN²⁾ haben hierauf besonders geachtet, und wenn sie von einer solchen Verbindung nicht sprechen, beweist dies noch nicht, dass sie nicht besteht. Wenn durch spätere Untersuchungen sein Fehlen bei Lacertiliern bewiesen werden sollte, so muss dies einer Rückbildung zugeschrieben werden; das beweisen meines Erachtens die Crocodilier.

HUXLEY³⁾ gab dem Knorpelstab den Namen „Ceratohyale“, in der Meinung, dass sein ventrales Ende gar nicht in den Unterkiefer überginge, wie PETERS⁴⁾ damals schon behauptete, sondern der dorsale Abschnitt des Zungenbeinbogens sei. Die Untersuchungen von PARKER selbst haben bewiesen, dass das „Ceratohyale“ von Anfang an ohne Beziehung zum Zungenbeinbogen ist und continuirlich in den MECKEL'schen Knorpel übergeht. Damit hat er die Angaben von PETERS vollkommen bestätigt und die Unrichtigkeit der im Namen „Ceratohyale“ ausgedrückten Homologie mit dem dorsalen Theil des Zungenbeinbogens bewiesen. Wenn der dorsale Abschnitt des Zungenbeinbogens bei den Crocodiliern noch nicht aufgefunden werden konnte, so kann dies sowohl Folge sehr früher Rückbildung sein als auch eine Folge der in diesem Fall unzureichenden Methode PARKER's. Darum darf der Processus internus nicht als diesem Abschnitt homolog betrachtet werden; dann wäre ja der Processus internus der Lacertilier auch ein Theil des Zungenbeinbogens, und dies stimmt nicht überein mit seinem Verlauf längs der vordern Paukenhöhlenwand ventral bis nahe an das Os pterygoideum. GADOW hebt diesen Fehler PARKER's schon hervor und hat die Literatur über diesen Gegenstand vollständiger besprochen, als ich es hier thun kann. GADOW's Untersuchungen bestätigen die PETERS'schen und PARKER'schen in allen wichtigen Punkten. Er betrachtet den Processus internus der Saurier nicht als homolog dem „Ceratohyale“ der Crocodilier, und zwar weil er erstens den Processus internus nicht bis zum Unterkiefer verfolgen konnte, zweitens weil er in einem andern Ligament der Lacertilier

1) Skull of the Lacertilia, in: Phil. Transact. Roy. Soc. London, 1879.

2) Over de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan etc. bij de Reptilien, in: Verh. natuurr. Afd. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Deel 28, 1889.

3) in: Proc. zool. Soc. London, 1869.

4) in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1868, 1870.

das Homologon des „Ceratohyale“ erblickt. Dieses Ligament beschreibt er, wie folgt ¹⁾: „From the mandible, immediately behind its articulation with the quadrate, MECKEL's cartilage is continued upwards as a round string of fibrous tendinous tissue, but this string attaches itself to the exoccipital parotic region, and sends hardly any fibres to the stem of the extracolumella, while it passes to the inside of it“. Er fand es bei den beiden von ihm untersuchten Varaniden, nicht bei *Platydyctylus* und *Tejus*. Dieses Ligament, das er auch abbildet, ist aber nicht ein „epimandibularer“ Theil des MECKEL'schen Knorpels, als welchen GADOW ihn betrachtet, sondern die Chorda tympani; das beweist der von GADOW beschriebene Verlauf und die Stelle, wo sein „Ligament“ sich in den Unterkiefer einsenkt. Damit wird natürlich die Homologie mit dem knorpligen „Ceratohyale“ PARKER's hinfällig. Die Wahrscheinlichkeit, dass der Processus internus der Saurier früher eine Verbindung der Extracolumella mit dem Unterkiefer darstellte, habe ich oben schon besprochen. Ich halte denn auch an seiner Homologie mit dem „Ceratohyale“ fest.

Die Columella auris der Chelonier besteht gleichfalls aus einem knöchernen Stapes und einer knorpligen Extracolumella. Ein Homologon des Processus internus scheint bei den erwachsenen Thieren zu fehlen, auch hat PARKER ²⁾ bei Embryonen von *Chelone viridis* nichts damit Vergleichbares gefunden. Auch bei den Ophidiern findet sich eine, wenn auch sehr stark reducirte „Extracolumella“. Wenigstens betrachtet GADOW ein von PARKER ³⁾ als „Stylohyale“ beschriebenes Knorpelstückchen als solches; er fand es bei verschiedenen Schlangen als das Ende des Stapes mit dem Quadratum verbindend ⁴⁾. Diese Verbindung ist eine sehr bewegliche; eine feste Verbindung, wie sie bei den Sauriern zwischen Processus internus und Quadratum stattfindet, fehlt und könnte auch bei der grossen Beweglichkeit des Quadratus nicht bestehen. Ein Homologon des Processus internus haben weder PARKER noch GADOW gefunden. Sollten auch spätere Untersuchungen das Fehlen dieser Extracolumella-Unterkiefer-Verbindung bei den Cheloniern und Ophidiern, auch während der Entwicklung, bestätigen, so könnte ich hierin keinen Beweis für den secundären

1) in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1888, p. 469.

2) The development of the green turtle, in: Zoology Challenger, V. 1, Part 5.

3) Skull of the common snake in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1878.

4) in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1888, p. 471.

Charakter dieser Verbindung bei Sauriern und Crocodiliern sehen, weil sowohl das Auftreten des Processus internus bei den Lacertiliern (man denke an die Verlängerung bis zum Os pterygoideum und an den Verlauf der Chorda tympani) als seine starke Entwicklung bei sehr jungen Crocodilier-Embryonen sein Alter beweisen.

Was von der Columella auris der Vögel bekannt ist, giebt eine wichtige Stütze für die Behauptung, der Processus internus repräsentire eine alte Verbindung der Extracolumella mit dem Unterkiefer.

Bei Vogelembryonen kann man an der Extracolumella drei Fortsätze unterscheiden. PARKER¹⁾ beschreibt sie vom Huhn wie folgt: „There can now be seen: the wedgeshaped shaft, the ‚extrastapedial‘ process, which turns forward to apply its outside to the membrana tympani, the long antero-inferior process, the ‚infrastapedial‘, which grows forward to apply itself to the lower lip of the tympanic cavity, and then becomes related to the basitemporal; and the crested postero-superior process, the ‚suprastapedial‘, to which is attached an ascending ligament.“ Auch aus seinen Abbildungen geht hervor, dass die Uebereinstimmung dieser Fortsätze mit dem von ihm bei Crocodilierembryonen mit denselben Namen belegten, sehr gross ist. Diese Namen giebt HUXLEY²⁾ den gleichen Fortsätzen der Extracolumella beim erwachsenen Huhn. Da PARKER später auch den Anfang des „Ceratomyale“ der Crocodilier Infrastapediale nannte und dieser letztere Knorpelstab nach ihm dem dorsalen Theil des Zungenbeinbogens entspricht, so müsste das „Infrastapediale“ der Vögel dies auch thun. Nun sagt aber HUXLEY²⁾ hierüber schon: „The inferior, free, curved process of the stem of the stapes, which may be termed infrastapedial seems at first to answer to the [styloid] cartilage, but its relations are quite different.“ Auch PARKER hat beim Huhn keine Verbindung des „Infrastapediale“ mit dem ventralen Theil des Zungenbeinbogens gefunden. Er meint aber für das Studium des Zusammenhangs der Columella auris mit dem Zungenbeinbogen zu alte Embryonen untersucht zu haben. Positiver sind die Resultate, zu denen PETERS³⁾ bei der Untersuchung von Vogelembryonen kam. Erstens

1) On the structure and development of the skull in the common fowl, in: Phil. Trans. Roy. Soc. Zool. London, 1869, tab. 81, fig. 14.

2) in: Proc. zool. Soc. London, 1869, p. 399.

3) Ueber die Gehörknöchelchen und den MECKEL'schen Knorpel bei den Crocodilen, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1869, p. 596 und 597.

gelang es ihm bei einem Gänseembryo, von dem Luftloch des Unterkiefers einen soliden Knorpelstrang eine Strecke weit in der Richtung nach dem Trommelfell zu verfolgen, und an dem Embryo von *Spermestes atricapilla* konnte er einen dünnen Knorpelstrang von der Extracolumella (seinem Hammer) bis zu dem knorpeligen Unterkiefergelenktheil verfolgen. Dieser Knorpelstrang war etwas dünner als der MECKEL'sche Knorpel in der Mitte des Unterkiefers. Weiter untersuchte PETERS noch die Columella auris eines Embryos von *Struthio camelus*, dessen Kopf 3 cm lang war. PETERS giebt davon folgende Beschreibung: „Der Hammer (Extracolumella) hatte in dieser Periode einen kleinen, platten, hintern obern oberflächlichen und einen untern (später innern) tiefer liegenden Fortsatz, welcher letzterer bis an den Rand der Membrana tympani geht [diese sind wohl das Extra- und Suprastapediale HUXLEY's]. Von der vordern Seite der Columella setzt sich der vordere, kurze Fortsatz des Hammers bogenförmig nach innen gebogen in einen sehr feinen Knorpelfaden fort, der sehr bald zu einem dickern Knorpelstrang anschwillt, welcher nun an die obere Seite des innern Unterkieferfortsatzes und zwar gerade an die Stelle tritt, wo sich später das Foramen pneumaticum befindet.“

Diesen Knorpelfaden, das „Infrastapediale“ HUXLEY's, konnte PETERS also bei Embryonen von *Spermestes atricapilla* und *Struthio camelus* von der Columella auris bis zum Unterkiefer verfolgen. PARKER machte in seiner Arbeit „On the structure and development of the skull in the Ostrichtribe“¹⁾ keine Angaben über das ventrale Ende des „Infrastapediale“.

GADOW²⁾ verfolgte das „Infrastapediale“ bei einer erwachsenen *Rhea americana*. Er sagt p. 474: „The preparation and the following up of the cartilaginous, and later on ligamentous, thread from the extracolumella to the inner angle of the mandible is rather difficult. The thread, where it passes over the anterior brim of the tympanic cavity, is overgrown and partly enclosed by bony scales of the alisphenoid. Close to the entrance of the thread into the mandible is a pneumatic foramen.“

Ich selbst präparirte den Knorpelstrang bei einem erwachsenen *Struthio camelus* und konnte ihn ebenso weit verfolgen wie GADOW; ein bestimmtes, von seinem Ende zum Unterkiefer ziehendes Band fand ich aber nicht. Dass das „Infrastapediale“ die knöcherne ventrale

1) in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1866.

2) ibid. 1888.

Paukenhöhlenwand, die von einer ventrolateralen Erweiterung des Alisphenoids gebildet wird, durchsetzt, ist sehr eigenthümlich und kann nur dadurch erklärt werden, dass das „Infrastapediale“ älter ist als diese doch allen Vögeln zukommende laterale Ausdehnung des Alisphenoids. Dieser Fortsatz muss daher als ein sehr alter betrachtet werden. Sein ventral vom Alisphenoid liegender Theil hat keine Function mehr, und früher kann sein unteres, ventrales Ende doch schwerlich frei nach innen hinten vom Unterkiefer gelegen haben, wie dies jetzt bei *Rhea americana* und *Struthio* der Fall ist; er muss wohl zur Befestigung an irgend einem Skelettheil gedient haben, und dann liegt nur der Unterkiefer in der Verlängerung des „Infrastapediale“. Die ligamentöse Verbindung, die GADOW bei *Rhea*, die knorpelige, die PETERS bei Vogelembyryonen fand, beweisen dies. Der von PETERS benutzte Embryo von *Struthio camelus* war nicht so klein, dass seine makroskopische Untersuchung als unzureichend betrachtet werden könnte. *Spermestes* scheint mir aber ein etwas zu kleines Object, um mit Messer und Pincette sichere Resultate zu erlangen.

Wir finden also bei den Vögeln einen innern Fortsatz der Extracolumella, der dieselbe früher mit dem Unterkiefer verband und zwar am hintern untern Rande der Gelenkfläche desselben mit dem Quadratum. Dieser Fortsatz ist demgemäss dem Processus internus der Extracolumella der Crocodilier und Lacertilier (dem „Infrastapediale“ PARKER's) homolog. Hieraus können wir schliessen, dass bei den Stammformen der Sauropsiden die Extracolumella durch Knorpel mit dem Articulare des Unterkiefers verbunden war, d. h., mit dem retroarticularen Ende des MECKEL'schen Knorpels. Ich stimme hierin vollständig mit PETERS überein, der diese Meinung in den verschiedenen oben citirten Arbeiten vertreten hat. Auch GADOW hat diese Verbindung hervorgehoben; doch weiche ich in der Auffassung derselben bei den Lacertiliern von ihm ab; das von ihm beschriebene Ligament ist bei den Lacertiliern die Chorda tympani, bei *Sphenodon* nur ein stärkeres Faserbündel, dem ich eine solche Bedeutung nicht zuschreiben kann.

Neben dieser Verbindung der Columella auris besteht nun auch noch eine Verbindung derselben mit dem Zungenbeinbogen. Von *Lacerta*-Embryonen giebt HOFFMANN ¹⁾ dieselbe an; PETERS ²⁾

1) Ontwikkelingsgeschiedenis v. h. gehoororgaan etc. in: Verhand. natuurk. Afd. Akad. Wetensch. Amsterdam, Deel 28.

2) in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1868, tab. 1, fig. 4a.

zeichnet sie von einem Taubenembryo; PARKER¹⁾ beschreibt sie von *Tropidonotus natrix*. Seine Embryonen des Haushuhns waren aber hierfür zu alt, bei ihnen fand er wenigstens die Verbindung nicht²⁾. RATHKE³⁾ giebt von *Tropidonotus natrix* gleichfalls eine knorplige Verbindung von Columella auris und Zungenbeinbogen an; REICHERT⁴⁾ eine vorknorplige Verbindung bei Hühnerembryonen. Die Verbindung bei *Sphenodon* ist secundär, wie ich oben bewiesen habe, und kommt hier also nicht in Betracht. Die Frage ist nun, ob die Verbindung mit der Extracolumella oder mit dem Stapes stattfindet, d. h. distal oder proximal von der Stelle, wo das Gelenk zwischen diesen beiden auftritt. Nun zeichnet PETERS den Zungenbeinbogen als vom Stapes-ende abgehend und sagt dies auch später⁵⁾ noch einmal sehr deutlich. HOFFMANN giebt aber an, das Gelenk befinde sich medial von der Stelle, von welcher der Zungenbeinbogen ventral abgehe, und dieser gehe von der Extracolumella aus.

RATHKE's Mittheilungen über *Tropidonotus natrix* geben hierüber keine Auskunft. Aus PARKER's Angaben und Figuren geht aber hervor, dass der Zungenbeinbogen vom distalen Ende ventral zieht und dass die Extracolumella (das „Stylohyale“ PARKER's) lateral davon liegt. Ich selbst sah die Verbindung der Columella auris mit dem Zungenbeinbogen auf einer Schnittserie eines Embryos von *Gecko verticillatus* in Gestalt eines dünnen, nicht verknorpelten Zellenstranges. In der Columella auris hatte die Verknorplung noch nicht angefangen, doch war der Insertionstheil der Extracolumella schon deutlich zu erkennen. Eine Trennung in Extracolumella und Stapes bestand aber noch nicht, und der Zungenbeinbogen ging dort ab, wo diese später ungefähr auftreten muss, also an ganz anderer Stelle, als bei *Sphenodon* die Verbindung von Zungenbeinbogen und Columella auris liegt. Was HOFFMANN über diese Verbindung sagt, ist demgemäss mit den Befunden von PETERS, PARKER und den meinigen nicht in Einklang zu bringen. Aus seiner Mittheilung folgt nicht, dass wirklich die Verbindung lateral vom Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella lag. Sein abweichender Befund wird vielleicht dadurch erklärt, dass er die bei ältern Embryonen auftretende Trennungsstelle zwischen Stapes und Extracolumella

1) in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1878.

2) ibid. 1869.

3) Entwicklung der Natter, Königsberg 1839.

4) Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere, etc., in: Arch. Anat. Physiol., 1837, p. 173.

5) in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1870.

mit der Stelle, wo er bei seinen jüngsten Embryonen eine Verwachsung des proximalen Endes des Zungenbeinbogens mit dem Labyrinth fand, verwechselt hat. Dies würde auch wenigstens theilweise erklären, dass die Resultate, zu denen HOFFMANN über den Ursprung des Stiels des Stapes bei *Lacerta* und damit über den Steigbügelring bei Säugethieren kam, so fundamental verschieden sind von den Resultaten der neuesten Untersuchungen an Säugethierembryonen. Die Arbeiten von STADERINI¹⁾, ZONDECK²⁾ und DREYFUSS³⁾ haben doch zu dem Resultat geführt, dass bei den Säugethieren das Blastem des Labyrinths gar keinen Antheil an der Bildung des Stapes nimmt, und dies muss auch für den Stapes der Reptilien Geltung haben.

Ich glaube daher, wenn auch unter Reserve, annehmen zu müssen, dass der Zungenbeinbogen mit dem lateralen Ende des Stapes, nicht mit der Extracolumella, zusammenhängt. Gegenüber den Resultaten HOFFMANN's erscheint mir daher eine neue Untersuchung bei der Wichtigkeit der vorliegenden Fragen sehr erwünscht.

Den Vergleich der Columella auris mit den Gehörknöchelchen der Säugethiere werde ich in einem spätern Paragraphen (§ 14) behandeln.

Der Werth der Form der Columella auris für die Systematik der Lacertilier ist gering. Bei der Besprechung ihrer wichtigern Eigenschaften, wie des Auftretens oder Fehlens des Gelenks, des Processus internus und der Processus accessorii, der Durchbohrung des Stapes und der Form des Stiels und Insertionstheils der Extracolumella, haben wir ja eine grosse Variabilität constatiren können; diese äussert sich aber öfters viel stärker zwischen Arten einer Familie als zwischen verschiedenen Familien. So tritt zwar eine Durchbohrung des Stapes nur bei Geckoniden auf, doch nicht bei allen. Auf der andern Seite kann aber sehr wohl die Columella auris den Arten einer Familie gemeinsame Eigenschaften besitzen und dadurch charakteristisch für dieselbe werden. So stimmen alle von mir untersuchten Geckoniden in folgenden Merkmalen überein:

- a) Stapes lang, dünn, mit deutlicher Fussplatte; Stiel abgeplattet.
- b) Extracolumella mit kurzem Stiel, der wie der Stapes abgeplattet ist.

1) Intorno alle prime fasi di sviluppo dell' annulus stapediale, in: *Monitore zool. Ital.*, Anno 2, 1891.

2) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen, in: *Arch. mikr. Anat.*, V. 44, 1895.

3) Zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohrs etc., in: *Morph. Arb. SCHWALBE*, V. 2, Heft 3, 1893, p. 607.

c) Kein Stapes-Extracolumella-Gelenk.

d) Kein Processus internus.

e) Insertionstheil ein gerader, quer zur Fläche des Trommelfells zusammengedrückter Knorpelstab, der nach innen und aussen vom Trommelfell stark kantig vorspringt zusammen mit dem ihm aufliegenden Theil der Sehne der Extracolumella.

f) Processus accessorius anterior lang, geht von der Pars inferior ab.

g) Processus accessorius posterior gleichfalls stets deutlich.

h) Die Enden der Processus accessorii dienen zur Anheftung eines straffen Faserbündels, das eine centrale, stark gewölbte Portion des Trommelfells von einer Randzone trennt. Letzteres fand ich nur bei den Geckoniden wie auch den unter f) aufgeführten Ursprung des Processus accessorius anterior von der Pars inferior und das erhebliche Vorspringen des Insertionstheils lateralwärts vom Trommelfell. *Uroplates* habe ich hier zu den Geckoniden gerechnet; seine Columella auris stimmt im Habitus ganz mit derjenigen der Geckoniden überein.

Auch bei *Varanus* hat die Columella auris einen Habitus, durch den sie sich von allen andern von mir untersuchten Columellae leicht unterscheidet. Bei den Agamiden und Iguaniden variirt sie so stark, dass kein allgemein gültiger Habitus für sie anzugeben ist. Von den andern Familien untersuchte ich meist eine zu geringe Anzahl von Arten, um beurtheilen zu können, wie weit ein bestimmter Typus für deren Columella gültig ist.

Die Amphisbaeniden sind sehr gut charakterisirt erstens durch den kurzen, massiven Stapes [*Amphisbaena*, *Trogonophis*, *Agamodon anguliceps*¹⁾]; die Kürze des Stapes wird durch die geringe Entfernung des Quadratum vom übrigen Schädel bedingt und muss daher allen Amphisbaeniden zukommen] und zweitens durch die Stabform der Extracolumella, die sich lateral vom Quadratum nach vorn verlängert [*Amphisbaena*, *Trogonophis*, *Anops*²⁾, *Agamodon*¹⁾] und keinen Stiel und Insertionstheil unterscheiden lässt. Dass die Extracolumella bisweilen ein viel kürzerer Stab ist, ist sehr wohl möglich. SMALIAN²⁾ giebt an, dass bei *Blanus* die lateral vom Quadratum nach vorn ziehende Verlängerung fehle; wegen der Kleinheit des Thiers ist er

1) PETERS, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1882.

2) SMALIAN, Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden, in: Z. wiss. Zool., V. 42, 1885.

jedoch hierüber nicht ganz sicher. Jeden Falls weichen die Amphisbaeniden in ihrer Columella auris sehr erheblich von allen andern Lacertiliern ab.

§ 6. Die Schleimhaut der Paukenhöhle

leitet sich bekanntlich von der Schleimhaut der Rachenhöhle her, die bei der Entstehung des Lumens der Paukenhöhle in diese eingestülpt wurde und alle ihre Wanderungen begleitet. Dabei zieht sie meist direct über den Zugang zum Recessus scalae tympani hinweg, wird aber bisweilen etwas in diesen eingestülpt (*Gerrhosaurus*). Hierüber vergleiche man das weiter unten in § 10 über den Recessus scalae tympani Gesagte, während im Abschnitt über das Trommelfell die innere Schicht desselben, die von der Schleimhaut gebildet wird, behandelt wurde. Die Columella auris liegt ausserhalb der Schleimhaut und wird von derselben überzogen. Da sie etwas von der dorso-caudalen Wand der Paukenhöhle entfernt ist, kommt sie in eine Falte der Schleimhaut zu liegen, welche auf der Vorderfläche des Processus paroticus in die Schleimhaut der Paukenhöhlenwandungen übergeht. Diese Falte ist bei grössern Lacertiliern, wie *Iguana*, bis 2 mm hoch. Der Körper des Quadratum und der Processus internus der Extracolumella theilen die Falte in einen medialen Abschnitt, in dessen Rand der Stapes liegt, und in einen lateralen, der die Extracolumella überzieht.

LEYDIG¹⁾ sagt über diese Umhüllung der Columella durch die Schleimhaut Folgendes: „Die Gehörknöchelchen liegen in gewissem Sinne wie ausserhalb der Paukenhöhle und springen nur in dieselbe vor. Denn sie ziehen nicht bloss nahe an der Wand der Paukenhöhle her, sondern sind auch völlig überdeckt und umhüllt von der Schleimhaut der Paukenhöhle.“ In der That giebt die Falte an, wie die ursprünglich doch ausserhalb der Paukenhöhle liegenden Skeletstücke bei andern Thieren ganz frei die Paukenhöhle durchsetzen, trotzdem aber von Schleimhaut allseitig bedeckt werden. Dies hat IWANZOFF²⁾ schon betont und darauf hingewiesen, dass schon bei den Crocodiliern die Falte rückgebildet ist durch Resorption der Strecken der Schleimhaut, die den Schleimhautüberzug der Columella mit der Pauken-

1) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872, p. 87.

2) Zur Anatomie der Knöchelchen des mittlern Ohres bei Amphibien und Reptilien: in: Anat. Anz., V. 9, 1894, p. 578.

höhlenschleimhaut verbinden. Medial endet die Falte am Schädel, lateral geht sie in die mittlere Schicht des Trommelfells über. Da sie ziemlich hoch ist, hilft sie den lateralen vordern Abschnitt der Paukenhöhle, der im Bereich der lateralen Lamelle des Quadratus entwickelt ist, gegen die übrige Paukenhöhle abgrenzen (siehe § 4). Die Falte ist bei allen Lacertiliern sehr dünn, indem sie nur von der Schleimhaut gebildet wird, ohne eine bemerkbare Bindegewebsschicht; da auch die Schleimhaut an und für sich dort sehr dünn ist, so ist namentlich das Stück, in welchem die Extracolumella liegt, oft durchscheinend. Von diesem Zustand bis zur Resorption ist kein weiterer Schritt.

Bei *Chamaeleon* fehlt mit dem lateralen Abschnitt der Paukenhöhle natürlich auch ein Schleimhautüberzug der sonst darin liegenden Extracolumella; nur der mediale Theil des Stiels wird noch von der Schleimhaut bedeckt. Dagegen ist die Falte des Stapes lateral besonders hoch, weil der Stapes lateral so stark ventralwärts zieht (Fig. 83), seine Schleimhautfalte aber ihren Ursprung von der dorsalen Paukenhöhlenwand beibehält; lateral reicht dieselbe bis zum Quadratum und geht dort in die diesen Knochen und den M. depressor mandibulae bedeckende Schleimhaut über.

Bei *Sphenodon* ist die Falte am medialen Theil des Stapes kaum entwickelt. Da mehr lateral die Columella sich stark nach vorn und ventral von der Paukenhöhlenwand abbiegt, wird die Falte aber bald deutlich und kommt die Extracolumella in eine hohe, aber dicke Schleimhautfalte zu liegen (vergl. Fig. 89, 90).

Bei *Amphisbaena* fehlt die Paukenhöhle und damit auch jede Ausstülpung der Rachenhöhlenschleimhaut. Im Bereich der Columella fand ich ebenso wenig Reste einer Schleimhautbekleidung irgend eines Raumes.

Dass die Schleimhaut am Uebergang der Paukenhöhle in die Rachenhöhle zur gegenseitigen Abgrenzung dieser Räume bei einigen Arten (*Iguana*, *Phrynosoma*, *Chamaeleon*) Falten bildet, habe ich im 3. Paragraphen schon besprochen. Ausführlicheres darüber findet man auch im Beschreibenden Theil bei den einzelnen Arten angegeben.

Im Allgemeinen besteht makroskopisch kein Unterschied zwischen Paukenhöhlen- und Rachenhöhlen-Schleimhaut. Oft erscheint erstere zarter, so bei *Chamaeleon*. Bei *Sphenodon* ist die Schleimhaut beider Höhlen sehr dick.

Auf die Histologie der Paukenhöhlen-Schleimhaut kann ich nicht eingehen; es war nicht meine Absicht, diese zu untersuchen.

§ 7. Die Nerven in der Paukenhöhle und deren Nachbarschaft.

Da FISCHER¹⁾ über die Kopfnerven der Lacertilier eine sehr ausführliche Arbeit publicirt hat und seine Resultate sich beinahe durchgehends als richtig erwiesen haben, werde ich die Nerven nicht ausführlich behandeln, sondern auf FISCHER's Beschreibung verweisen. Nur auf den Verlauf der Nerven werde ich näher eingehen müssen, da FISCHER darüber nur spärliche Angaben macht. Seine Nomenclatur werde ich beibehalten. Mehr speciell neurologischen Untersuchungen ist es vorbehalten, den Vergleich mit den Nerven der Säugethiere durchzuführen; ich konnte mich damit nicht beschäftigen. Die ältere Literatur hat FISCHER schon vollständig berücksichtigt, und seitdem ist — so weit mir bekannt — nur sehr wenig über dieses Thema erschienen. Ich glaube daher auf eine ausführlichere Besprechung der Literatur verzichten zu können. Die Nerven von *Sphenodon* hat GAKUTARO OSAWA²⁾ ziemlich ausführlich beschrieben; er bedient sich zum Theil anderer Namen als FISCHER, ich glaube aber an der FISCHER'schen Nomenclatur mit gutem Recht festhalten zu können.

Ich werde zuerst den N. facialis, darauf den N. glosso-pharyngeus der Lacertilier und Rhynchocephalia besprechen.

Der Canal, durch welchen der Nervus facialis das Prooticum durchsetzt, mündet auf der medialen Paukenhöhlenwand sehr nahe deren dorsalem Rande, nach vorn von der Fenestra utricularis und etwas mehr ventral. In der Mündung des Canals liegt das Ganglion geniculi (Fig. 37, 70, 87, 92).

Aus diesem Ganglion geht der Ramus palatinus hervor, der längs der medialen Paukenhöhlenwand nach vorn und mehr oder weniger ventral geht und vorn unten aus der Paukenhöhle tritt, und zwar auf verschiedene Weise:

1) Mit einer Arterie durch einen Canal in der Basis des Processus pterygoideus des Basisphenoids, den Canalis vidianus (Fig. 37). Diesen Verlauf hat der Nerv bei allen Lacertilien vera; er wird auch von FISCHER angegeben (p. 24).

1) Die Gehirnnerven der Saurier, 1852, in: Programm Realschule Hamburg.

2) Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata, in: Arch. mikr. Anat., V. 51, 1898.

2) Dorsal vom Processus pterygoideus, nicht durch den Canalis vidianus; diesen Verlauf fand ich nur bei *Chamaeleon* (Fig. 87); FISCHER, der wie ich *Chaemacleon vulgaris* untersuchte, hat ihn übersehen.

3) Ventral vom Processus pterygoideus und demnach auch nicht durch den Canalis vidianus. Dies ist sein Verlauf bei *Sphenodon* (Fig. 92).

4) Sehr abweichend ist auch der Verlauf bei *Amphisbaena fuliginosa*; hier zweigt sich der Ramus palatinus bereits im Knochencanal vom Facialis ab und verläuft nach unten vorn in einem Canal der knöchernen Schädelwandung, aus welcher er ventral und etwas nach hinten vom Trigeminus-Loch in die Temporalgrube tritt. Der Theil dieses Nerven, der bei den Lacertiliern in der Paukenhöhle verläuft, bleibt hier also in den Knochen des Schädels (Prooticum und Basisphenoid) eingeschlossen (Fig. 70).

Der hintere Hauptstamm des Facialis verläuft auf der lateralen Schädelwand nach hinten und dorsal, tritt über den Stapes und geht dann auf dem Processus paroticus stark lateral. Abweichungen von diesem Verlauf habe ich nicht gefunden (Fig. 37, 13, 20, 70). Caudal vom Stapes giebt er nun die Chorda tympani, den Ramus recurrens zum Trigeminus und den Ramus communicans externus cum glosso-pharyngeo ab, meist alle ungefähr an derselben Stelle.

Der Hauptstamm geht als Muskelast weiter lateral zu seinen Muskeln. Auf seine Verzweigung, die ausserhalb der Paukenhöhle geschieht, kann ich nicht näher eingehen. Er ist dem hintern dorsalen Rande des Trommelfells immer sehr genähert. Heftet der Zungenbeinbogen sich an den Schädel, so zieht der Nerv meist nach vorn von ihm, längs dem Rande des Trommelfells, zu seinen Muskeln; so bei den Geckoniden (Fig. 8) und *Uroplates* (Fig. 20); auch bei *Lacerta*, wo die Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Schädel mittels eines Ligaments stattfindet, nach vorn unten von diesem. Bei *Uromastix spinipes* aber (Fig. 23) geht der Nerv caudal und dorsal von dem Ligament, und auch bei *Sphenodon* tritt der Nerv caudal vom Zungenbeinbogen zu seinen Muskeln (Fig. 91).

Auch von dem Verlauf der oben erwähnten Seitenzweige des hintern Hauptstamms des Facialis ist noch manches zu erwähnen.

Der Ramus recurrens begleitet die Arteria facialis (siehe § 8) in die Temporalgrube und geht zum zweiten Ast des Trigeminus. Es ist ein sympathischer Nerv, der sich auf der Arteria facialis verzweigt. Er tritt mit dieser Arterie aus der Paukenhöhle in die Temporal-

grube; dabei verläuft er nach vorn vom Processus paroticus, medial von der Verbindung des Quadratum mit dem Schädel, aber lateral von einem starken, medialen Ligament, welches das Quadratum mit dem Processus paroticus verbindet (so wenigstens bei *Iguana*, *Varanus* und einigen andern Lacertiliern). Bei *Chamaeleon* geht er mit der Arterie zwischen dem Processus paroticus und den beiden Fortsätzen hindurch, durch welche sich das Quadratum an den Processus befestigt. Der mediale Fortsatz fehlt den Lacertiliern, an seine Stelle tritt nur das oben erwähnte, starke mediale Ligament. FISCHER's ¹⁾ Angabe, dieser Nerv steige hinter dem Querfortsatz des Hinterhauptbeins abwärts, ist sicher unrichtig. Der Nerv giebt aber in der Temporalgrube ein Aestchen ab, das mit dem Ramus cervicalis der Arteria facialis (RATHKE) über den Processus paroticus caudal geht und sich dann mit dieser Arterie verzweigt. Wahrscheinlich hat FISCHER diesen Ast für die Fortsetzung des Ramus recurrens gehalten; zum N. facialis geht derselbe aber nicht. Ich fand diesen Ast bei *Iguana* (Fig. 37); bei andern Arten habe ich nicht darauf geachtet. Bei *Varanus bengalensis* scheint FISCHER den Verlauf des Ramus recurrens richtig gefunden zu haben. Der Verlauf bei *Sphenodon* und *Amphisbaena* ist von dem der Lacertilier nicht verschieden, was die Lage des Nerven in der Paukenhöhle und seinen Austritt aus derselben nach vorn vom Processus paroticus angeht. Bei *Chamaeleon* gab der Ramus recurrens einen Ast ab, der die Arteria dentalis inferior, welche auf der vordern Paukenhöhlenwand verläuft, begleitet. Dieser Ast war, so weit mir bekannt, noch nicht beschrieben, den Lacertilia vera fehlt er.

Der Ramus communicans externus nervi facialis cum glossopharyngeo verläuft bei allen Lacertiliern caudal vom Stapes (Fig. 37, 70, 87). FISCHER ²⁾ hebt schon hervor, dass dieser Nerv mit dem vorigen eigentlich nur eine sympathische Schlinge bildet, die dem hintern Hauptstamm des Facialis sich nur anlegt, um von diesem Fasern aufzunehmen. Das erklärt, warum diese Nerven beinahe immer an derselben Stelle vom Facialis abgehen. *Amphisbaena* weicht hierin in so weit ab, als der Ramus communicans externus erst viel weiter caudal vom Facialis abgeht als der Ramus recurrens (Fig. 70), den Facialis also eine Strecke weit begleitet. *Sphenodon* weicht darin von allen Lacertilia ab, dass der Ramus

1) Die Gehirnnerven der Saurier, 1852, p. 11.

2) *ibid.* p. 77.

communicans externus nach vorn vom Stapes verläuft (Fig. 92). Dass es wirklich dieser Nerv ist, beweist seine directe Fortsetzung in den Ramus recurrens, während vom Facialis nur ein Aestchen aufgenommen wird, seine Fortsetzung, caudal, im oberflächlichen Halstheil des Sympathicus, ferner auch das Fehlen eines caudal vom Stapes verlaufenden, Facialis und Sympathicus verbindenden Nerven.

Die Chorda tympani geht vom Facialis meist an der Stelle ab, wo dieser sich mit dem eben beschriebenen sympathischen Nerven verbindet, das ist caudal von der Columella und an der innern dorsalen Ecke des Körpers des Quadratus. Sie reicht dann längs der dorsalen und vordern Paukenhöhlenwand auf der medialen Fläche des in die Paukenhöhle vorspringenden Quadratkörpers bis zum Unterkiefer. Das Loch im Processus retroarticularis des Unterkiefers, durch welchen sie in denselben eintritt, liegt dem hintern Rande der Gelenkfläche ziemlich nahe und mehr medial als lateral; um dieses Loch zu erreichen, durchsetzt die Chorda den M. pterygoideus, dessen Fasern sich rings um dasselbe inseriren. Doch ist der Verlauf der Chorda nicht bei allen Lacertiliern ganz gleich, er kann vielmehr auf viererlei Weise geschehen:

1) Die Chorda verläuft wie oben beschrieben; dabei zieht sie dorsal von der Extracolumella nach vorn und dann lateral von der durch den Processus internus hergestellten Verbindung der Extracolumella mit dem Quadratum (Fig. 93). Die Chorda bildet mit dem Facialis um diesen Fortsatz eine Schlinge. Diesen Verlauf fand ich bei *Varanus*, *Polychrus*, *Phrynosoma*, *Zonurus*, *Draco* und *Chamaeleon* (Fig. 76).

2) Die Chorda hat einen Verlauf wie sub 1 beschrieben, nur verläuft sie dorsal von der Sehne der Extracolumella, zwischen dieser und der Vorderfläche des Processus paroticus hindurch (Fig. 94). Sie bildet eine Schlinge um diese Sehne und verläuft auch lateral vom Processus internus, der aber einigen Arten, bei denen dieser Verlauf sich findet, fehlt (so bei den *Scincidae* und *Anguidae*). So verhält sich die Chorda bei weitaus der Mehrzahl der Lacertilia; ich fand es bei *Uromastix*, *Amphibolurus*, *Agama*, *Calotes*, *Iguana*, *Anguis*, *Ophisaurus*, *Mabuia*, *Trachysaurus* und *Lygosoma*.

3) Die Chorda geht mehr oder weniger weit nach vorn von der Columella auris vom Facialis ab und zieht von dieser Stelle auf der vordern Paukenhöhlenwand in beinahe geradem Verlauf zu ihrem Loch im Unterkiefer (Fig. 95). Dabei geht die Chorda bisweilen, so bei *Pachydactylus* und *Amphisbaena*, direct aus dem Anfang des hintern

Hauptstammes, beinahe noch aus dem Ganglion geniculi. Dieser Verlauf, der viel kürzer ist als der sub 1 und 2 beschriebene, findet sich nur bei Thieren, denen ein Processus internus der Extracolumella fehlt, nämlich bei allen Geckoniden (Fig. 13), *Uroplates* (Fig. 20) und bei *Amphisbaena* (Fig. 69, 70).

4) Sehr abweichend und befremdend ist der Verlauf bei *Sphenodon*. Hier geht die Chorda an der Innenfläche der Aponeurose nach vorn, medial von der Sehne (M. stapedius) und lateral vom Zungenbeinbogen (Fig. 87, 91) und dann auf der lateralen Fläche des Quadratkörpers zum Unterkiefer. In Folge dieses oberflächlichen Verlaufs sieht man, nach Entfernung des Depressor mandibulae und einigen Bindegewebes, in einer Lücke der die mittlere Schicht des Trommelfells repräsentirenden Aponeurose, die Chorda lateral über den Knorpel des Zungenbeinbogens hinwegziehen und dann nach vorn wieder in die Tiefe gehen (Fig. 86). Dieser Verlauf lateral und caudal vom Zungenbeinbogen wird wohl mit der Verschiebung des letztern nach vorn entstanden sein. Doch ist es mir nicht klar, wie man sich diesen Vorgang genau zu denken hat, vor allem auch, weil die Chorda medial von der Sehne der Extracolumella bleibt. Als ursprünglich wird wohl niemand diesen Verlauf betrachten wollen.

Es bleibt uns jetzt übrig, die Frage zu beantworten, welche Art des sub 1, 2 und 3 beschriebenen Verlaufs der Chorda als primitiv betrachtet werden muss.

Am einfachsten ist der sub 3 angegebene Fall. Wollte man den sub 1 beschriebenen Verlauf hiervon ableiten, so müsste man eine caudale und laterale Verschiebung der Chorda annehmen. Dabei müsste dieselbe aber die Verbindung des Processus internus der Extracolumella passiren, welche Verbindung bei allen Arten besteht, denen der sub 1 angegebene Verlauf zukommt, und es ist bekannt genug, dass Nerven ein solches Hinderniss im Allgemeinen nicht überwinden können. Anzunehmen, die Verschiebung habe vor dem Entstehen des Processus internus stattgefunden, ist gleichfalls schwierig, denn dann bleibt die Frage, warum dieselbe Verschiebung nicht auch bei den Geckoniden stattgefunden habe, bei denen der Fortsatz nicht besteht und diese Verschiebung also ohne erhebliche Schwierigkeit stattfinden könnte. Auch bleibt unbeantwortet, warum die Chorda bei vielen Lacertiliern einen längern Weg gewählt hat als bei den Geckoniden und Amphisbaeniden. Endlich ist der Verlauf bei *Sphenodon* viel schwieriger von dem bei den Geckoniden abzuleiten als von dem sub 1 beschriebenen.

Viel einfacher ist es, umgekehrt vom sub 1 beschriebenen Verlauf den sub 3 beschriebenen abzuleiten. Ich denke mir diesen Vorgang wie folgt: Die Chorda wurde früher eben durch die Verbindung der Extracolumella mit dem Quadratum (oder noch früher mit dem Unterkiefer, siehe § 5) verhindert, aus dem gebogenen Verlauf, wobei sie gleichzeitig, mehr caudal vom N. facialis, abgeht, in den geraden, viel kürzern überzugehen. Als aber dieser Fortsatz bei den Geckoniden, *Uroplates* und den Amphisbaeniden rückgebildet wurde, wählte die Chorda, durch nichts mehr darin verhindert, den geraden, kürzern Verlauf, wobei auch ihr Ursprung vom hintern Hauptstamm des Facialis sich stets mehr dem Ganglion geniculi näherte (man vergl. Fig. 37 mit Fig. 21 und 13 und mit Fig. 70). Dass Nerven, wenn möglich, meist dem kürzesten Wege folgen, brauche ich hier nicht zu beweisen.

Ich halte demnach den sub 1 bezeichneten Verlauf der Chorda für älter als den sub 3 beschriebenen und sehe darin gleichzeitig einen Beweis für das hohe Alter des Processus internus, der die Chorda bei den Stammformen aller Lacertilier zwang, einen grössern Umweg zu machen.

Es bleibt noch die Frage, ob man vielleicht den sub 2 beschriebenen Verlauf, bei welchem auch um die Sehne eine Schlinge gebildet wird, als den ursprünglichsten zu betrachten hat. Nun findet man unter den Agamiden und den Iguaniden sowohl den sub 1 als auch den sub 2 beschriebenen Verlauf; daraus wird man schliessen müssen, dass innerhalb dieser Familien der eine Zustand aus dem andern sich entwickelt hat, bei der einen unabhängig von der andern; auch die Vertheilung der beiden Zustände auf nicht besonders eng verwandte Familien deutet darauf. Dabei muss die Chorda die Sehne passirt haben, doch fand ich nirgends den Zustand, wo sie die Sehne durchsetzte. Ich glaube nun, den zuerst beschriebenen Verlauf (Fig. 93) als den ältern betrachten zu müssen, und zwar deshalb, weil dieser Verlauf sich bei *Chamaeleon* findet, weil bei *Sphenodon* die Chorda ventral und medial von der Sehne bleibt, und weil der sub 3 beschriebene Verlauf sich nur von ihm ableiten lässt.

Bei der andern Annahme kann man sich zwar darauf berufen, dass der sub 2 beschriebene Verlauf bei Lacertiliern verbreiteter ist als der erste, aber dann muss man annehmen, dass der erste aus dem zweiten Verlauf sich entwickelt habe, erst bei den Rhynchocephalia, dann bei den Chamaeleonten, den Geckoniden, den Amphisbaeniden und zuletzt bei vielen andern Familien und Genera, während man im

zweiten Fall nur innerhalb der Lacertilier bei vielen Arten eine parallele Veränderung anzunehmen hat.

Wohl ist bei meiner Auffassung befremdend, dass die Chorda den, wenn auch nur wenig, längern Weg gewählt hat, wofür ich allerdings keine Erklärung geben kann. Der Nutzen der Verschiebung vom ersten zum zweiten Verlauf, oder umgekehrt, wobei doch die Sehne passiert werden müsste, ist mir vollkommen unverständlich. Diese Unterschiede im Verlauf der Chorda tympani waren FISCHER unbekannt ¹⁾.

Einer genauern Beschreibung des Ramus communicans internus rami palatini cum glossopharyngeo enthebt mich die von FISCHER in seiner mehrfach erwähnten Arbeit gegebene Darstellung. Dieser Nerv verläuft immer ventral von der Columella auris, zusammen mit der Carotis interna, auf der Seitenfläche des Schädels. Er entspringt aus dem Ramus palatinus oder aus dem Ganglion geniculi, oft mit mehreren feinen Zweigen und in diesem Fall wohl aus dem Ramus palatinus sowohl als auch aus dem Ganglion. Bei *Sphenodon* bekommt er auch noch zwei dünne Zweige aus dem Anfangstheil des hintern Hauptstammes des Facialis, was weder FISCHER noch ich bei den Lacertilia fanden (Fig. 92). Bei *Amphisbaena* liegt sein vom Ramus palatinus abgehender Anfangstheil in den Knochen des Schädels (Fig. 70). Ueber seine Verbindung mit dem Ramus communicans externus und seinen weitem Verlauf habe ich den FISCHERschen Angaben nichts von Bedeutung hinzuzufügen. Sie findet auch meist caudal von der Paukenhöhle statt, und das gilt auch für die Verbindung mit dem Nervus glossopharyngeus.

Die Austrittsstelle des N. glossopharyngeus liegt in der Paukenhöhle; es ist die Paukenhöhlenöffnung des Recessus scalae tympani, an deren caudolateralem Rande der Nerv austritt und dann, unter der Paukenhöhlenschleimhaut, caudal und lateral ziehend, die Paukenhöhle sehr bald wieder verlässt (Fig. 37). Bei allen Lacertilia vera tritt demnach der Nervus glossopharyngeus nicht durch ein eigenes Loch in der Paukenhöhle, sondern durch eine grosse Oeffnung, welche die ältern Autoren meist Fenestra rotunda, die neuern Foramen jugulare externum genannt haben. Bei *Amphisbaena* tritt der Nervus glossopharyngeus mit dem N. vagus und dem Hypoglossus durch ein gemeinsames Loch aus der Schädelwand. Bei *Chamaeleon* ist das Loch, das an derselben Stelle, caudal und ventral von der

1) Die Gehirnnerven der Saurier, 1852.

Fenestra utricularis liegt, ebenso wie das Foramen jugulare, sehr klein und wird vom N. glossopharyngeus ganz ausgefüllt, so dass ein eigentliches Foramen jugulare externum hier fehlt. Bei *Sphenodon* tritt der Glossopharyngeus hinter der Paukenhöhle zusammen mit dem Vagus, zwischen den ventrolateralen Nackenmuskeln zu Tage; dadurch bleibt er vollständig ausserhalb der Paukenhöhle. Ein Foramen jugulare externum fehlt *Sphenodon*; über die bezügliche Angabe BRÜHL's vergleiche man das darüber im beschreibenden Theil dieser Arbeit, S. 264, Gesagte. Für ausführlichere Angaben über den Durchtritt des Glossopharyngeus durch die Schädelwand und das Foramen jugulare externum verweise ich auf den Paragraphen über den Recessus scalae tympani (§ 10).

Dass bei *Lacerta* ein Nerv durch das Foramen jugulare externum austritt, war schon COMPARETTI¹⁾ bekannt, wurde aber von CLASON²⁾ bestritten. FISCHER³⁾ sagt über den Durchtritt des Glossopharyngeus nur: „Beständig tritt ferner dieselbe durch ein eigenes, feines, vor dem des Vagus gelegenes Loch im Occipitale laterale aus dem Schädel.“ Hiermit meint er, dass der Nerv vom Vagus getrennt aus der Schädelhöhle tritt; über die Stelle, wo er die Schädelwandung verlässt, giebt FISCHER nichts an.

Da diese Angaben niemals erweitert und berichtigt zu sein scheinen, hat SIEBENROCK in seinen in den letzten Jahren über den Schädel der Lacertilia erschienenen Arbeiten angenommen, dass der Glossopharyngeus durch ein eigenes, feines Loch austrete, und dass durch den Recessus scalae kein Nerv gehe. Dadurch wurde er genöthigt, eines der Löcher, welche er am macerirten Schädel, im occipitalen Theil desselben fand und welche zum Durchtritt des Vagus und der Hypoglossuswurzeln dienen, als Foramen pro nervo glossopharyngeo zu deuten. SIEBENROCK⁴⁾, der wohl aus der FISCHER'schen Arbeit wusste, dass bei *Lacerta* die zwei Wurzeln des Hypoglossus gesondert, auch vom Vagus, austreten, hat dadurch bei dieser Art im occipitalen Theil des Schädels ein Loch zu viel beschrieben. Dieser Unterschied zwischen seiner Beschreibung, p. 210, und seiner eigenen Abbildung auf tab. 3, fig. 15, wo er nur drei Löcher zeichnet, ist auf-

1) Observationes anatomicae de aure interna comparata.

2) Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen, in: HASSE's Anat. Stud., Heft 2, 1871, p. 304.

3) Gehirnnerven der Saurier, 1852, p. 38.

4) Skelet der Lacertiden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 103, Abth. 1, 1894, p. 205.

fallend. In der Erklärung der Abbildung nennt er das Vagus-Loch XII + XII', dies ist aber nur ein Loch; weiter bezeichnet er das vordere, untere Hypoglossus-Loch mit IX, das hintere mit X. Nach seiner Texterklärung sind dies, wie die Zahlen schon angeben, IX das „Foramen nervi glossopharyngei“, X das „Foramen nervi vagi“, XII das „Foramen nervi hypoglossi superius“, XII' das „Foramen nervi hypoglossi inferius“. Durch sorgfältige Präparation der Nerven bis zum Schädel und durch Untersuchung ihrer Wurzeln überzeugte ich mich, dass meine Deutung die richtige ist. Das Vagus-Loch liegt am meisten dorsal und ist bei weitem am grössten. Die Angaben SIEBENROCK's in seiner früher erschienenen Arbeit: „Zur Kenntniss des Kopfskelets der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden“¹⁾ sind auch nicht richtig; p. 163 giebt er einige Schemata über diese Nervenlöcher, wozu ich Folgendes zu bemerken habe. Das am meisten dorsale, grösste Loch nennt er „Foramen nervi hypoglossi superius“ (p. 167); es ist das Loch für den Vagus, der auch weitaus der stärkste der dort austretenden Nerven ist; das Loch darunter XII', N. hyp. inf., ist das hintere Loch des N. hypoglossus. Dann zeichnet SIEBENROCK noch ventral und mehr nach vorn zwei kleine Löcher. Bei *Lygosoma* und *Trachysaurus* fand ich nur noch eines, auch an macerirten Schädeln, und das ist das untere Hypoglossus-Loch, SIEBENROCK's „Foramen nervi vagi“ (SIEBENROCK's „Foramen nervi glossopharyngei“ existirt nicht, und es giebt auch keine Nervenwurzel, die durch dieses vierte Loch aus der Schädelwand treten könnte).

Bei *Gerrhosaurus* treten Vagus und untere Hypoglossuswurzel zwar getrennt aus der Schädelhöhle in die Schädelwand, aber in dieser vereinigen ihre Canäle sich, und dadurch treten beide Nerven, X und XII', zusammen aus. Diese distale Vereinigung der beiden Canäle hat auch SIEBENROCK²⁾ gesehen, sie aber irrig als Vagus- und Glossopharyngeus-Canal gedeutet, und damit nimmt er einen gemeinsamen Austritt dieser beiden Nerven an, der, wie FISCHER³⁾ ausdrücklich betont, bei den Lacertiliern niemals stattfindet, was ich für *Gerrhosaurus* und viele andere Lacertilier bestätigen kann. Nur die Amphisbaeniden machen, wie ich oben schon sagte, eine Ausnahme, indem alle diese Nerven, auch der Hypoglossus, bei ihnen durch ein Loch austreten. Bei *Gerrhosaurus* giebt es im occipitalen Theil des Schädels

1) in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, V. 8, 1892, p. 163.

2) Kopfskelet der Scincoiden etc., ibid. p. 163.

3) Gehirnnerven der Saurier, 1852, p. 38.

nur zwei Löcher, ein $X + XII'$ und ein XII ; SIEBENROCK würde deren drei nöthig haben. Dies fand ich auch bei *Lophura* und *Varanus*, von welchem FISCHER gleichsam ein gemeinsames Loch für Vagus und untere Hypoglossus-Wurzel angiebt. Auch in seiner Arbeit über das Skelet der Agamiden, die 1895 erschien¹⁾, ist die Deutung der Nervenlöcher im occipitalen Theil des Schädels irrig.

BRÜHL²⁾ hat gleichfalls in der Deutung dieser Schädellöcher sehr viele Fehler gemacht. So unterscheidet er auf seiner fig. 4, p. CXLII, Lief. 36, an dem Schädel von *Lacerta viridis* rechts ein Loch, das er mit X , und drei, die er mit XII bezeichnet; X ist aber der Eingang in den Recessus scalae tympani, die drei andern sind das Foramen nervi vagi und die beiden Hypoglossus-Löcher. In der fig. 2 auf derselben Tafel bezeichnet er den Eingang des Recessus scalae tympani mit „for. ju X “, die Löcher X , XII' und XII mit „ XII for. con“. Auf den figg. 3, 5 und 9 dieser Tafel deutet er den Eingang des Recessus mit „for. ju“ an, auf der fig. 8 mit „for. ju. fe. co; X “. Auf p. CXLIII bezeichnet er wieder das Vagus-Loch mit „ XII “, das hintere Hypoglossus-Loch mit „ $IX?$ “, das vordere mit „ $X?$ “ und die drei Löcher zusammen mit „for. pr. con“. Hieraus ist ersichtlich, wie sehr BRÜHL, sogar auf einer und derselben Tafel, die Bezeichnung dieser Löcher ändert und damit verschiedene Nerven durch sie austreten lässt.

Es schien mir erwünscht, hierbei etwas länger zu verweilen, da die richtige Deutung der Schädellöcher doch wichtig genug ist.

Von *Sphenodon* hat FÜRBRINGER³⁾ neuerdings die occipitalen Nerven studirt; darüber habe ich denn auch nichts Neues zu melden.

Andere Nerven finden sich in der Paukenhöhlengegend nicht.

Mit Ausnahme des ganz abweichenden Verhaltens bei *Amphisbaena* verlaufen die Nerven auf der medialen Paukenhöhlenwand alle immer oberflächlich direct unter der Schleimhaut; bisweilen liegen sie in seichten Rinnen der Knorpeloberfläche, hin und wieder auch auf kurze Strecken in einem Halbcanal. Das Ganglion geniculi hat, indem es immer noch im Ende des Facialis-Canals liegt, eine mehr geschützte Lage, und auch der Anfangstheil des hintern Hauptstamms des Facialis und des Ramus palatinus liegt meist in seichten Rinnen,

1) in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 104, Heft 9, 1895, p. 1096—1097.

2) Zootomie aller Thierclassen, Wien 1874—1886.

3) Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, 1897.

ersterer sogar bei *Uromastix* in einer sehr tiefen Rinne, die nach aussen durch straffes Bindegewebe zu einem Canal verschlossen ist.

§ 8. Die Arterien in der Paukenhöhle.

Ueber die Arterien des Kopfs der Lacertilier hat RATHKE¹⁾ ausführlich berichtet. Seine Beschreibung kann ich im Allgemeinen bestätigen, und ich habe denn auch seine Nomenclatur beibehalten. Doch habe ich in dem Verlauf der Arterien wichtige Unterschiede gefunden, welche RATHKE entgangen sind.

Der Kopfast des Carotidenbogens zieht bei allen Eidechsen an der dorsalen Wand des Oesophagus nach vorn und erreicht die Paukenhöhle ventral vom Processus paroticus, auf der Seitenfläche der ventrolateralen Nackenmuskeln (*M. complexus minor*) liegend. RATHKE betrachtet diese Arterie als Homologon der Arteria carotis interna der Säuger, wobei er sich durch seine beim Studium der Entwicklung derselben erhaltenen Resultate leiten lässt. Er weicht in seiner Deutung von CORTI²⁾ ab, der diese Arterie als der Arteria carotis communis der Säuger homolog betrachtet. Ich glaube an der RATHKE'schen Deutung festhalten zu müssen, trotzdem das Verbreitungsgebiet der Carotis interna RATHKE's bei den Lacertilien viel grösser ist als das der nämlichen Arterie bei den Säugern und sie bei den Lacertilien viele Aeste abgiebt zu Muskeln etc., welche bei den Säugethieren von der Carotis externa abgehen. Es ist hier nicht der Ort, näher darauf einzugehen. Und da ich auch keine weiteren, die RATHKE'sche Ansicht bestätigenden Befunde erhielt, kann ich auf die ausführliche Besprechung in der Arbeit dieses Forschers verweisen.

Sobald die Arteria carotis interna die Paukenhöhle erreicht hat, oder bereits etwas caudal von ihr oder endlich auf der medialen Wand derselben, giebt sie eine sehr starke Arterie ab, die Arteria facialis RATHKE's [*Arteria temporo-muscularis* BOJANUS³⁾, *Arteria carotis externa* CORTI⁴⁾] und geht dann, innen ventral von der Columella auris auf der medialen Paukenhöhlenwand, die bekanntlich vom Schädel dargestellt wird, nach vorn (*Art. carotis interna* CORTI). Dort verlässt die Arterie die Paukenhöhle, indem sie in den Canalis vidianus tritt,

1) Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, V. 13, Abth. 2, p. 51, 1857.

2) *De systemate vasorum Psammosauri grisei*, Vindobon. 1841.

3) *Anatome testudinis europaeae*, 1819—1821.

4) *De systemate vasorum Psammosauri grisei*, Vindobon. 1841.

welcher das Basisphenoid an der Basis des Processus pterygoideus durchsetzt. Dann geht die Carotis durch die Fossa hypophyseos zum Gehirn und sendet durch die Fortsetzung des Canalis vidianus die Arteria palatino-nasalis zur Palatingegend. Durch den Canalis vidianus geht, wie ich in § 7 angegeben habe, auch der Ramus palatinus des Nervus facialis.

Die Arteria facialis, die meist viel stärker als die Fortsetzung der Carotis interna ist, zieht auf der dorsalen Paukenhöhlenwand lateral und geht in dem Winkel, der vom Processus paroticus und dem Quadratum gebildet wird, oder etwas ventralwärts davon, am medialen Rande des Quadratus, aus der Paukenhöhle in die Temporalgrube über; bei *Chamaeleon* geht sie zwischen den beiden Gelenkfortsätzen des Quadratus und dem Processus paroticus hindurch. Kurz bevor sie aus der Paukenhöhle tritt, giebt sie einen starken Zweig ab, der auf der vordern Paukenhöhlenwand am innern Rande des Quadratus ventral zieht bis zum M. protractor pterygoidei, von welchem Muskel er nach vorn verläuft und dadurch aus der Paukenhöhle in die Temporalgrube kommt. Dann zieht er weiter zum Unterkiefer, und darin entspricht diese Arterie der Arteria dentalis inferior RATHKE's. Ihr dorsaler Theil entspricht aber einer andern Arterie RATHKE's, welche dieser Autor folgendermaassen beschreibt (p. 70): „In der Paukenhöhle entspringt aus dem in Rede stehenden Ast oder der Arteria facialis ein nur mässig dicker Zweig, der an der innern Seite des Quadratbeins herabsteigt und sich in den M. pterygoidei verbreitet.“ RATHKE hat ihn nur bei *Iguana* verfolgt, bei welcher Art ich diese Arterie für die Mm. pterygoidei nicht fand, ebenso wenig wie bei *Gecko*, *Uroplates*, *Varanus* und *Tupinambis*. Der dorsale Verlauf stimmt aber vollständig überein mit dem Paukenhöhlentheil der Arteria dentalis inferior, die aber, nach RATHKE, erst in der Temporalgrube von der Arteria facialis abgehen soll, was ich wieder bestimmt bestreiten muss. RATHKE hat sich hier geirrt. Der weitere Verlauf und die Verzweigung der Arteria facialis fallen ausserhalb der Paukenhöhle und brauchen hier also nicht weiter berücksichtigt zu werden. Der Verlauf der Arterie in letzterer aber ist nicht, wie RATHKE angiebt, immer derselbe, sondern ich fand dreierlei Zustände desselben, nämlich:

1) Die Arteria facialis geht caudal und dann dorsal von der Columella auris zu der Stelle, wo sie aus der Paukenhöhle tritt. Dies ist der Verlauf, den RATHKE beschreibt und der allen Lacertilia, auch *Amphisbaena* und *Chamaeleon*, zukommt mit Ausnahme der Geckoniden und Uroplatiden.

2) Diese Arterie geht durch ein Loch im Stapes über dessen Fussplatte, bei *Pachydactylus bibroni*, *Hemidactylus frenatus* und *Tarentola annularis*, drei Geckoniden. In ihrem weitem Verlauf in der Paukenhöhle, der Stelle, wo sie aus derselben tritt, und in der Abgabe einer Arteria dentalis inferior gleicht sie vollständig der Arteria facialis RATHKE's, und sowohl deshalb als auch weil die Carotis interna bei diesen Geckoniden in der Paukenhöhle keinen andern Zweig abgiebt, ist sie unzweifelhaft die Arteria facialis. RATHKE muss diesen Verlauf bei der von ihm untersuchten *Tarentola annularis* (*Platydictylus aegyptius* nennt RATHKE diese Art) übersehen haben.

3) Die Arterie geht mehr nach vorn von der Carotis ab und zieht ventral und nach vorn von der Columella bis zu der Stelle, wo sie dorsal von letzterer, die Paukenhöhle verlässt. Diesen Verlauf fand ich bei den drei andern von mir untersuchten Geckoniden, *Gecko verticillatus*, *Thecadactylus rapicaudus* und *Ptyodactylus lobatus*, bei dem untersuchten Uroplatiden, *Uroplates fimbriatus* (Fig. 20), und auch bei *Sphenodon*. Ihr Verlauf in der Temporalgrube ist ganz wie bei den übrigen Lacertiliern.

Fragt man nun, welcher dieser drei Zustände der Arteria facialis der ursprüngliche ist, so glaube ich die Durchbohrung des Stapes seitens der Arterie als solchen betrachten zu müssen. Dass dieses ungewöhnliche Verhalten innerhalb der Familie der Geckoniden bei einzelnen Arten entstanden sein sollte, kann man nicht annehmen; unter welchem Einfluss sollte dies plötzlich in kurzer Zeit entstanden sein? Leicht begreiflich ist nur die Annahme, der ventrale Verlauf bei *Gecko*, *Thecadactylus* und *Ptyodactylus* habe sich aus dem sub 2 beschriebenen entwickelt, wobei auch das Loch im Stapes vollständig verschwand. Dasselbe gilt auch für alle andern Lacertilier, obwohl ich bei ihnen nirgends eine Durchbohrung des Stapes gefunden habe. Kurz, ich sehe in diesem Verhalten bei *Pachydactylus*, *Tarentola* und *Hemidactylus* den primitiven Zustand. Die Arteria facialis muss bei den Vorfahren aller Lacertilier und bei *Sphenodon* durch ein Loch im Stapes gelaufen sein. Von den Vögeln ist schon längst eine Durchbohrung des Stapes bei einigen Arten bekannt; so bildet BRESCHET ¹⁾ dies schon im Jahre 1836 von *Procellaria glacialis* und *Corax* ab, DORAN ²⁾ von *Aquila chrysaetos* („golden eagle“); GEGENBAUR ³⁾ giebt

1) Recherches sur l'organe de l'audition chez les oiseaux, Paris 1836, tab. 4, fig. 7 u. 11.

2) Morphology of the mammalian ossicula auditus, in: Trans. Linn Soc. London, (2. Ser.) V. 1, Zool., Part 7, 1878.

3) Grundriss d. vergl. Anatomie, 1878, p. 562.

es von „einigen Vögeln (*Dromaeus*)“ an, und auch in PARKER's verschiedenen Arbeiten über das Kopfskelet der Vögel werden Beispiele davon aufgeführt. Nun sind dies in erster Linie mehr unregelmässige Löcher, wodurch die Lufthöhle im Stapes mit der Paukenhöhle communicirt, aber daneben fand ich bei *Struthio camelus* zwei viel regelmässiger und ziemlich grosse, einander gegenüber liegende Löcher, und diese betrachte ich als für den Durchtritt eines Blutgefässes dienend. Es ist mir nicht gelungen, bei der eigenthümlichen, tief eingesunkenen Lage der Fenestra utricularis und der knöchernen Umwallung aller Blutgefässe in der Paukenhöhle, eine Arterie durch dieses Loch zu verfolgen, ich fand aber über der Basis des Stapes eine Masse Blutkörperchen, nicht aber in der Höhle des Stapes distal von der Durchbohrung. Eine dieser gleichwerthige, nicht zur Communication der Lufthöhlen des Stapes mit der Paukenhöhle dienende Durchbohrung des Stapes wird auch wohl vielen andern Vögeln zukommen (soweit aus DORAN's Abbildung zu schliessen ist, z. B. bei *Aquila chrysaëtos*).

Weil nun bekanntlich eine Durchbohrung des Stapes der Mammalia, die den Durchtritt einer Arterie gestattet, dieser Classe der Vertebraten sehr allgemein zukommt und sicher auch für dieselbe ursprünglich betrachtet werden muss, so glaube ich, dass uns in dem Verlauf einer Arterie durch ein Loch im Stapes ein sehr alter Zustand vorliegt, der schon den gemeinsamen Vorfahren der Mammalia und Sauropsiden zukam, jetzt aber bei den Sauriern nur noch sporadisch auftritt, während bei vielen Mammalia im erwachsenen Zustand nur noch das Loch, nicht aber die Arterie auftritt. Von den Vögeln ist noch nicht bekannt, ob Zeit Lebens eine Arterie durch den Stapes zieht oder ob diese bei den erwachsenen Thieren fehlt. Hiermit wird dann auch behauptet, dass die Arterie, welche den Stapes durchsetzt, bei den Geckoniden und den Mammalia dieselbe ist. Die Arteria stapediale hat zwar ein sehr viel kleineres Verbreitungsgebiet als die Arteria facialis der Lacertilien, aber ihr Gebiet fällt mit einem Theil des Gebiets der letztern Arterie zusammen. Wichtig ist allerdings, dass die Arteria facialis ein Ast der Carotis interna, die Arteria stapediale aber ein Ast der Carotis externa ist, aber auch darin kann ich keinen Unterschied zwischen diesen Arterien sehen, da ja, wie RATHKE ¹⁾ ausführlich aus einander gesetzt hat, dies ein Verhalten

1) Aortenwurzeln etc. der Saurier, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien math.-naturw. Cl., 1857.

ist, das für sehr viele Arterien Geltung hat und auch die gleichen Arterien innerhalb der Mammalia oft in verschiedene Gefässe ausmünden und darin sogar beim Menschen eine grosse Variabilität herrscht ¹⁾).

Bei *Varanus* empfangen der *M. pterygoideus* und die diesen Muskel bedeckende Schleimhaut ihr arterielles Blut aus der *Carotis externa*, während der *M. depressor mandibulae* und die diesen Muskel bedeckende Schleimhaut sowie die Schleimhautfalte der *Columella auris* ihr Blut mittels einiger kleiner Zweige der *Carotis interna* erhalten, welche diese Arterie caudal von der *Arteria facialis* abgiebt. Bei *Iguana tuberculata* und *Gecko verticillatus* fand ich ein feines Aestchen der *Arteria facialis*, das in der Schleimhautfalte der *Columella auris* bis zur *Extracolumella* verlief. Andere Zweige fand ich aber in der Paukenhöhle nicht. Bei den andern Arten, welche mir zur Verfügung standen, habe ich auf kleinere Arterien nicht geachtet und auch keine Injectionspräparate hergestellt, so dass ich über die Versorgung der Paukenhöhlenwandungen und ihrer Schleimhaut mit arteriellem Blut weiter nichts angeben kann.

Die Arterien verlaufen weder in Knochenkanälen noch in Rinnen des Schädels, sondern oberflächlich, unmittelbar unter der Schleimhaut.

Die Versorgung des Stapes mit Blut findet von der Paukenhöhle aus statt durch die in § 5 erwähnten Communicationslöcher der Markhöhle des Stapes mit seinem Schleimhautüberzug, doch konnte ich niemals Arterien vom Stapes bis zu einem Gefäss verfolgen, auch nicht auf meinen Schnittserien. Vom Labyrinth aus ziehen wohl gar keine Arterien zum Stapes, der dort nur ausnahmsweise bei *Anguis* eine bis zur *Membrana ovalis* reichende Markhöhle zeigt.

§ 9. Die Venen in der Paukenhöhle.

Dieselben habe ich nur sehr beiläufig beachtet. So viel mir bekannt, besteht noch keine ausführlichere Arbeit betreffs der Kopfvenen der *Lacertilia* oder von *Sphenodon*. Auch in HOFFMANN's Bearbeitung der Reptilien in BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs finde ich keine darauf bezüglichen Angaben. GROSSER u. BREZINA ²⁾ haben neuerdings die Entwicklung der Hauptvenenstämme von *Lacerta* und

1) Die Lehrbücher der menschlichen Anatomie von KRAUSE, GEGENBAUR u. A.

2) Ueber die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien, in: *Morph. Jahrb.*, V. 23, 1895.

Tropidonotus untersucht. Ihre Nomenclatur, für deren Erklärung ich auf die Arbeit der genannten Forscher verweise, werde ich beibehalten. Bei den Lacertilia entsteht in der Temporalgrube eine starke Vene aus einigen Zweigen, welche Blut aus dem M. temporalis, aus der Augenhöhle und vor allem, durch das Trigeminusloch, aus den dorsalen Sinus des Gehirns abführen. Diese Vene haben GROSSER u. BREZINA „Vena capitis lateralis“ genannt; sie geht in caudaler Richtung zwischen dem M. protractor pterygoidei und dem Processus pterygoideus des Basisphenoids hindurch und gelangt dadurch auf die vordere Paukenhöhlenwand (Fig. 13, 20), längs welcher sie dorsalwärts und etwas lateralwärts zieht, noch eine Vene aufnehmend, welche mit der Arteria dentalis inferior aus der Temporalgrube tritt. Darauf geht sie längs der dorsalen Paukenhöhlenwand, dorsal vom Stapes und medial vom Processus internus der Extracolumella, gerade caudalwärts und gelangt auf die dorsale Rachenhöhlen- und Oesophaguswand. Gleich hinter dem Processus paroticus nimmt sie zwei starke Venen auf. Die eine kommt längs der lateralen Halswand von unten vorn (Fig. 20) und läuft über die Ventralfläche des M. pterygoideus. Die andere kommt durch das Foramen magnum, dann zwischen Schädel und Atlasbogen hindurch aus der Schädelhöhle; GROSSER u. BREZINA haben sie „Vena cephalica posterior“ genannt. Sie scheint bei allen Lacertilia aufzutreten; wenigstens fand ich dieselbe bei allen darauf von mir an Injectionspräparaten oder auf Schnittserien untersuchten Lacertilia, nämlich *Iguana*, *Tupinambis*, *Anguis*, *Amphisbaena*, *Hemidactylus*, während GROSSER u. BREZINA dieselbe bei *Lacerta ocellata*, *Varanus arenarius* und *Uromastix spinipes* fanden. Sie liegt immer caudal von der Paukenhöhle und zieht niemals durch dieselbe. Bei Vögeln¹⁾, Crocodiliern²⁾ und Schlangen³⁾ tritt diese Vene gleichfalls auf.

Nun kommt beinahe allen Lacertilia vera noch ein Foramen jugulare externum zu, durch welches man in den Recessus scalae tympani gelangt und aus diesem durch das Foramen jugulare internum in die Schädelhöhle. CLASON⁴⁾ behauptet, bei *Lacerta* eine zarte Vene durch diesen Canal verfolgt zu haben, die dann in der Pauken-

1) GADOW, in: BRONN's Classen u. Ordnungen, p. 791 unter „Venae occipitales“.

2) HOFFMANN, ibid. p. 1006, die „Vena cephalica“.

3) GROSSER u. BREZINA, l. c., bei *Tropidonotus natrix*.

4) Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen, in: HASSE's Anat. Stud., Heft 2, 1871, p. 323.

höhle zu der Vena lateralis capitis (V. jugularis CLASON) gehen soll. Weder bei *Lacerta* noch bei irgend welchen andern von mir darauf hin untersuchten Lacertiliern fand ich eine durch den Recessus scalae tympani verlaufende Vene, mit einer einzigen Ausnahme, nämlich *Amphisbaena fuliginosa*, bei der ich, mittels Schnittserien, den Verlauf der Venen verfolgen konnte. Bei dieser Art tritt zusammen mit dem Nervus vagus eine starke Vene aus der Schädelhöhle in einen langen Knochencanal. Sie ziehen caudalwärts längs dem Saccus perilymphaticus. Hier tritt auch der N. glossopharyngeus in den Knochencanal (Fig. 72). Dieser mündet dann auf der Hinterfläche des Schädels aus durch ein Loch, durch welches auch der Glossopharyngeus, Vagus und die beiden Wurzeln des Hypoglossus die Schädelwand verlassen. Die Vene nimmt darauf zwei Venen auf, die zwischen Schädel und Atlasbogen aus der Schädelhöhle treten, offenbar die Homologa der Vena cephalica posterior, und vereinigt sich mit einer von vorn aus der Temporalgrube kommenden Vene, die durch das Trigeminusloch mit den Sinus der Schädelhöhle communicirt und darin der Vena lateralis capitis von *Lacerta* homolog ist. GROSSER u. BREZINA beschreiben aber von Embryonen von *Lacerta agilis* eine Vene, die der von *Amphisbaena* entspricht. Es heisst bei ihnen (Embryo d. Ser. VI, p. 314): „In den Abschnitt der Vena capitis lateralis, die dem Vagusgebiet entspricht, ergiesst sich eine Vene, die caudal vom Labyrinthbläschen, cranial und etwas lateral vom Vagus verläuft, ohne ihm aber unmittelbar angeschlossen zu sein, und das Blut des seitlichen Kopfmesoderms im Vagusgebiet aufnimmt. Bis an das Gehirn lassen sich ihre Wurzelzweige nicht verfolgen. Trotzdem fungirt das Gefäss später als Hirnvene“ und (Embryo d. Serie XIV, p. 315): „Die beim Eidechsenembryo der Serie VI erwähnte Vene, die in der Nähe des Vagus verläuft, ist jetzt zu einem ziemlich ansehnlichen Gefäss geworden, das mit diesem Nerven, an dessen lateraler Seite gelegen, den knorpligen Schädel verlässt“. Sie führt Blut aus dem Gehirn ab und „bekommt einen Seitenzweig von der Gegend des ersten Zwischenwirbelloches, in welchem wir die Anlage der Vena cerebralis zu sehen haben“. Später schwindet die Vene spurlos (p. 317). Die Uebereinstimmung mit *Amphisbaena* ist schlagend. Die Beziehungen sowohl zum Ductus perilymphaticus wie zum Nervus vagus und Glossopharyngeus hat die Vene gemeinsam mit der von HASSE bei der Gans beschriebenen Vena jugularis interna ¹⁾. Auch durchbohrt sie die

1) Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel, in: HASSE's Anat. Stud., Heft 2, 1871, p. 199, 200.

Schädelwand an der gleichen Stelle und muss daher als dieser Vene der Vögel und damit auch der Vena jugularis interna des Huhns¹⁾ und der Säugethiere homolog erachtet werden. Auch bei Cheloniern [*Chelone midas*²⁾] tritt eine Vena jugularis interna ventrocaudalwärts vom Labyrinth aus der Schädelhöhle, zusammen mit dem Glossopharyngeus und Vagus, wobei sie durch den Recessus scalae tympani verläuft. Die Nerven treten aber jeder für sich aus der Schädelwand, also nicht durch das Foramen jugulare externum. Sonst finde ich diese Vene bei Cheloniern nirgends erwähnt, weder von BOJANUS noch von GROSSER u. BREZINA, woraus ich schliesse, dass dieselbe bei der von diesen Forschern untersuchten *Testudo* fehlt.

Ueber Schlangen lagen mir folgende Angaben vor. Nach HASSE³⁾ geht bei *Tropidonotus natrix* eine Vena jugularis interna mit dem N. glossopharyngeus durch den Recessus scalae tympani und tritt durch die Apertura externa recessus oder das Foramen jugulare externum aus. GROSSER u. BREZINA erwähnen diese Vene weder beim erwachsenen *Tropidonotus* noch von dem ältesten von ihnen untersuchten Embryo, so dass diese Angabe HASSE's wohl unrichtig ist. Sie fanden aber bei einem etwas jüngern Embryo (l. c. p. 302 und 308) eine kleine, den Vagus begleitende Vene, welche in die Vena cephalica posterior tritt. Bei *Chamaeleon* fehlt ein Foramen jugulare auf der Aussenfläche des Schädels, indem an seiner gewöhnlichen Stelle nur der Nervus glossopharyngeus durch ein enges Loch austritt, das vom Nerven vollständig ausgefüllt wird. An der medialen Fläche der Schädelwand ist das Foramen nervi glossopharyngei etwas geräumiger, und der Canal des Nerven communicirt durch ein nicht sehr kleines Loch mit der Labyrinthhöhle: das Foramen rotundum CLASON's und HASSE's. Somit entspricht der Canal, durch welchen der Glossopharyngeus bei den Chamaeleonten die Schädelwand durchsetzt, dem Recessus scalae tympani, und die Löcher, durch die er ausmündet, dem Foramen jugulare internum resp. externum der Lacertilier, wenn auch in sehr reducirtem Zustande.

Bei *Sphenodon* treten Glossopharyngeus und Vagus zusammen aus der Schädelhöhle in einen Canal der Schädelwand, welcher sehr nahe

1) Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel, in: HASSE's Anat. Stud., Heft 2, 1871, p. 199, 200.

2) Das Gehörorgan der Schildkröten, *ibid.* Heft 2, 1871, p. 237.

3) Die Morphologie des Gehörorgans von *Coluber natrix*, *ibid.* Heft 3, 1873.

seinem weiten Anfang auch mit dem Innern des Labyrinths durch eine weite Oeffnung (*Fenestra rotunda* HASSE) communicirt, dann caudalwärts umbiegt und, viel enger geworden, zwischen den ventrolateralen Nackenmuskeln, sehr nahe den Löchern für den N. hypoglossus, ausmündet. Der Canal ist immer etwas weiter als er für die Nerven allein zu sein brauchte, wird aber in seinem äussern Theil vollständig von dichtem Bindegewebe ausgefüllt. Ein gesonderter Canal für eine Vena jugularis interna fehlt, wie denn auch die Vene selbst nicht auftritt. Auch hier enthält der Canal für den N. vagus und glossopharyngeus den rückgebildeten Recessus scalae tympani, dessen äussere Oeffnung aus dem Bereich der Paukenhöhle caudalwärts verschoben ist.

Das Vorkommen einer Vene, die an dieser Stelle die Schädelwand durchsetzt, bei Vögeln, *Chelone midas*, Schlangen- und *Lacerta*-Embryonen, den Crocodiliern ¹⁾ und bei *Amphisbaena* muss als der ursprüngliche Zustand betrachtet werden. Das beweist ihr sehr verbreitetes Auftreten, und auch dass die Vene bei jungen Embryonen schon kräftig ausgebildet ist und bisweilen später etwas rückgebildet wird ²⁾ oder schwindet (*Lacerta*). Daraus schliesse ich, dass allen Sauropsiden ehemals eine Vene zukam, die in der Nähe des Nervus vagus, caudal vom Labyrinth, die Schädelwand durchsetzte. Es ist die Vena jugularis interna, die auch den Säugethieren zukommt.

Mit Ausnahme der Amphisbaeniden fehlt die Vene jetzt allen erwachsenen Lacertiliern vollständig. Doch ist nur bei *Chamaeleon*, und ebenso bei den Rhynchocephaliern, auch der Gang, durch den sie die Schädelwand durchsetzt, rückgebildet. Immer dient derselbe noch zum Durchtritt des Nervus glossopharyngeus; bei einigen Thieren, wo seine äussere Mündung caudalwärts verschoben ist, treten durch letztere auch noch der Vagus (*Sphenodon*) und sogar der Hypoglossus (*Amphisbaena*) aus. Der Canal bleibt bestehen wegen seiner Bedeutung für den Ductus perilymphaticus, der jetzt besprochen werden soll.

1) GROSSER u. BREZINA, l. c. p. 321, 322.

2) GADOW, in: BRONN'S Classen und Ordnungen des Thierreichs: Vögel, p. 791—792, und NEUGEBAUER, Systema venosum avinum cum eo mammalium et imprimis hominis collatum, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., V. 21, 1844, p. 517.

§ 10. Der Ductus perilymphaticus und die Fenestra rotunda bei den Lacertiliern.

Die Untersuchungen von CLASON ¹⁾ und namentlich von G. RETZIUS ²⁾ über den Ductus perilymphaticus der Lacertilien haben zu folgenden Resultaten geführt. Der Gang zieht, nach einem ziemlich langen Verlauf in der Labyrinthhöhle, worauf ich hier nicht eingehen kann, und nachdem seine Wand eine der Scala tympani entsprechende Aussackung gebildet hat (Fig. 1), durch ein weites Loch in den Recessus scalae tympani, indem er zu dem Saccus perilymphaticus anschwillt und darauf durch das Foramen jugulare internum sich in die Lymphräume des Schädels öffnet, und zwar, wie vor allem Untersuchungen an Amphibien und Säugethieren dargethan haben, in die subarachnoidealen Räume. Eine Verbindung mit den subduralen Lymphspalten besteht nicht. Indem nun bei den Lacertiliern die Vena jugularis interna rückgebildet wird (siehe § 9), gewinnt der Saccus perilymphaticus mehr Raum und dehnt sich lateralwärts bis unter die Schleimhaut der Paukenhöhle aus, die über das Foramen jugulare externum hinweg zieht. Dadurch entsteht eine im Foramen jugulare externum ausgespannte Membran, welche aus Paukenhöhlenschleimhaut, aus einer Schicht lockern Bindegewebes und aus der ziemlich festen eigenen Wand des Saccus perilymphaticus gebildet wird. Die Lage der Membran ist ventrocaudalwärts von der Fenestra utricularis s. ovalis; beide werden nur durch einen schmalen Knochenbalken von einander getrennt. Es ist, ausser der Fortsetzung des Ductus perilymphaticus in den Hirnhäuten, die einzige Stelle, wo der perilymphatische Raum des Labyrinths einer festen Begrenzung entbehrt. Wenn also der Stapes medialwärts in die Fenestra utricularis eingedrückt wird, so wird durch Vorwölben der Membran und damit durch Ausdehnung des Saccus perilymphaticus nach der Paukenhöhle zu Raum für die Perilymphe geschaffen werden. In ihrer Function und der Hauptsache nach auch in der Lage am Schädel entspricht diese Membran demnach der Membrana tympani secundaria der Mammalia, das Foramen jugulare aber der Fenestra rotunda. Doch besteht ein Unterschied in so fern, als sie, in Folge der geringen Grösse des Ductus cochlearis, bei den Lacertilia weiter vom Anfang der bei dieser Thiergruppe nur angedeuteten Scala tympani

1) Morphologie des Gehörorgans d. Eidechsen, in: HASSE, Anat Stud., Heft 2, 1871, p. 300.

2) Das Gehörorgan der Wirbelthiere, II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel und Säugethiere, Stockholm 1884.

entfernt ist. Denn in der That entspricht das Loch, durch das der Ductus perilymphaticus aus der Labyrinthhöhle in den Recessus scalae tympani zieht, nach seiner Lage nahe dem Rudiment der Scala tympani viel mehr der Fenestra cochlearis s. rotunda, als dies das Foramen jugulare externum thut. HASSE, CLASON und RETZIUS betrachten denn auch dieses Loch, durch das der Ductus perilymphaticus zieht, als die Fenestra rotunda, die dann nicht von einer Membran verschlossen wird.

Ich kann mich dieser Deutung nicht anschliessen. Das fragliche Loch kann bestimmt nicht als Homologon der von HASSE beim Huhn beschriebenen Fenestra rotunda betrachtet werden. HASSE¹⁾ kam zu seiner entgegengesetzten Auffassung durch das Studium des Ductus perilymphaticus der Vögel. Beim Huhn fand er einen Recessus scalae tympani (Fig. 96), der von dem Canalis jugularis, dem Canalis nervi glossopharyngei und dem Canalis nervi vagi durch eine, wenn auch dünne, Knochenschicht getrennt war. Der Recessus communicirte mit der Labyrinthhöhle durch ein in seiner dorsalen Wand liegendes Loch, mit der Schädelhöhle durch einen kurzen Canal (hierüber finde ich weder bei HASSE noch bei RETZIUS genauere Angaben), der sehr nahe dem Foramen jugulare internum ausmündet und durch welchen der Ductus perilymphaticus mit den subarachnoidealen Höhlen des Cavum cranii communicirt. Nach der Paukenhöhle zu findet sich in der knöchernen Wand des Recessus ein grosses Loch, die Fenestra rotunda, welches durch eine Membrana tympani secundaria verschlossen wird. Bei der Gans (Fig. 97) war der Recessus gegen den Canalis jugularis und gegen die Canäle des Glossopharyngeus und Vagus nicht durch eine knöcherne Scheidewand abgegrenzt, sondern er wurde von der zu einem Bulbus erweiterten Vena jugularis interna beinahe vollständig ausgefüllt. Das Foramen jugulare externum ist mit der äussern Oeffnung des Recessus (der Fenestra rotunda beim Huhn) zu einem Loch verschmolzen, und dieses wird vollständig von der durch dasselbe austretenden Vena jugularis ausgefüllt. Daher erreicht der Ductus perilymphaticus die laterale Oeffnung des Recessus nicht, geht aber wohl längs der Vena jugularis medialwärts bis zur Schädelhöhle, wo er mit den subarachnoidealen Höhlen communicirt. Nach HASSE findet nun bei der Gans die Fenestra rotunda sich an der Stelle, wo der Ductus perilymphaticus die Vena jugularis erreicht, das ist also das

1) Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel, in: HASSE, Anat Stud., Heft 2, 1871, p. 199—200.

Loch, durch das der Recessus scalae tympani mit dem Labyrinth communicirt; sie wird nicht von einer Membran verschlossen. Das Homologon der Membrana tympani secundaria ist aber nach HASSE die Strecke der Paukenhöhlenschleimhaut mit dem darunter befindlichen Bindegewebe, welche über die durch das Foramen jugulare externum austretende Vena jugularis hinwegzieht.

Ferner untersuchte HASSE¹⁾ *Chelone midas* und kam zu dem Resultate, dass bei diesem Thiere, wie bei der Gans, die Fenestra rotunda gegenüber der Paukenhöhle durch die an derselben vorüberziehenden Gefässe (Vena jugularis interna oder wenigstens das Homologon dieser Vene der höhern Wirbelthiere) und Nerven (Glossopharyngeus und Vagus) abgesperrt werde. Die Vena jugularis verläuft durch den Recessus scalae tympani und füllt denselben beinahe vollständig aus, doch schwillt der Ductus perilymphaticus noch in letzterm zu einem ziemlich geräumigen Sack an, von dem durch den Canalis jugularis eine Röhre ausgeht, welche sich in den serösen Raum zwischen den Gehirnhüllen öffnet. HASSE's Beschreibung ist nicht sehr klar, dagegen giebt RETZIUS²⁾ eine sehr klare Darstellung, in der HASSE's Angaben bestätigt werden. Vor allem aus diesen Angaben RETZIUS' geht hervor, dass zwischen dem Zustand der Chelonier und dem der Gans kein wesentlicher Unterschied besteht. Die Fig. 97 kann auch als für *Chelone midas* zutreffend gelten.

Bei den Lacertilia vera ist, wie aus CLASON's³⁾, RETZIUS'⁴⁾ und meinen eigenen Untersuchungen hervorgeht, der Zustand etwas verschieden, indem durch den Recessus scalae tympani keine Vene aus der Schädelhöhle tritt. Ich habe aber schon im vorigen Paragraphen darauf hingewiesen, dass doch ursprünglich die Vena jugularis interna durch den Recessus gelaufen sein muss, welche Vene aber jetzt, mit Ausnahme von *Amphisbaena*, bei den Lacertiliern fehlt (Fig. 98). Ich denke mir den ehemaligen Zustand der Lacertilier so, wie ich ihn in Fig. 99 dargestellt habe, nämlich so, dass die Vena jugularis den Recessus beinahe vollständig ausfüllte und den Saccus perilymphaticus von der Paukenhöhle ab nach innen drängte. Kurz, der Canal des Ductus perilymphaticus fällt theilweise mit dem der Vena jugularis

1) Das Gehörorgan der Schildkröten, in: Anat. Stud., Heft 2, 1871, p. 237.

2) Das Gehörorgan der Wirbelthiere, Theil 2, 1884, p. 21 u. f.

3) Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen, in: HASSE, Anat. Stud., Heft 2, 1871, p. 322.

4) l. c., p. 72 u. f., vor allem p. 87.

zusammen. Indem nun die Vene bei den Lacertiliern rückgebildet wurde und dabei auch der Ductus perilymphaticus sich sackförmig nach dem Foramen jugulare externum hin ausdehnte, entstand der jetzige Zustand. Der N. glossopharyngeus trat durch den Canal der Vena jugularis aus und verläuft jetzt noch durch den Recessus. Der auf Fig. 99 dargestellte Zustand entspricht aber in allen wesentlichen Punkten dem in Fig. 97 abgebildeten, der für einen Theil der Vögel und der Chelonier zutrifft. Bei *Sphenodon* und *Chamaeleon* (vergl. § 9) tritt ebenfalls keine Vena jugularis interna durch den Recessus aus, doch hat bei diesen Thieren der Saccus perilymphaticus sich nicht bis zum Foramen jugulare externum ausgedehnt, sondern der distale Theil des Canals für die Vene ist rückgebildet zu einem engen Canal, der nur noch den Vagus und Glossopharyngeus oder nur den letztern Nerv enthält. Auch bei *Amphisbaena* reicht der Saccus perilymphaticus nicht bis zum äussern Ende des Jugularis-Canals (Fig. 72). Doch sind dies lauter Thiere, die kein functionirendes Trommelfell mehr haben, und darum kann bei ihnen durch Rückbildung ein Zustand hervorgebracht sein, der einen primitiven Charakter trägt.

Jeden Falls betrachte ich den Zustand von *Chelone midas*, der Gans und *Amphisbaena* in so weit als ursprünglich, als der äussere Theil des Recessus scalae tympani ganz von der Vena jugularis ausgefüllt wird, demnach ganz einfach den Canal dieser Vene repräsentirt. Der mediale Theil dieses Canals aber besteht aus einer Vereinigung des Jugularis-Canals mit dem Knochencanal, durch welchen der Ductus perilymphaticus das Cavum cranii erreicht. Während nun bei den Lacertiliern der Ductus perilymphaticus den Raum der rückgebildeten Vene einnimmt, hat sich bei den Vögeln der perilymphatische Gang, wahrscheinlich unter Erweiterung des Jugularis-Canals oder auch bei Verminderung des Volumens dieser Vene, bis an die äussere Mündung des Canals ausgedehnt und dort zur Bildung einer Membrana tympani secundaria Anlass gegeben. Indem nun durch die Bildung eines knöchernen Septums die Vene sich vom übrigen, den perilymphatischen Sack enthaltenden Raum des Jugularis-Canals abgegrenzt hat, entstand der Zustand, wie er von HASSE beim Huhn beschrieben ist, wo nämlich der perilymphatische Sack unabhängig vom Jugularis-Canal die Paukenhöhlen-Schleimhaut erreicht (Fig. 96). Dabei hat also eine Trennung des ursprünglichen Foramen jugulare externum in ein Jugularis-Loch und eine Fenestra rotunda stattgefunden.

Der Recessus scalae tympani des Huhns ist demnach ein abgetrenntes Stück des Jugularis-Canals,

die Fenestra rotunda ein Theil des Foramen jugulare externum. Dagegen entspricht der Recessus scalae tympani der Lacertilier dem ganzen Jugularis-Canal, sein äusseres Loch vollständig dem Foramen jugulare externum. Da die Fenestra rotunda des Huhns ein Theil dieses Lochs ist, ist bei der Gans und den Lacertilern kein completes Homologon dieses Lochs des Huhns nachzuweisen; es ist jedoch bestimmt nicht das Loch, durch das der Ductus perilymphaticus aus der Labyrinthhöhle in den Recessus tritt. Daher darf man denn auch letzteres Loch nicht Fenestra rotunda oder Fenestra cochlearis nennen, wie HASSE, CLASON, RETZIUS und neuerdings noch SIEBENROCK ¹⁾ thun und wodurch HASSE ²⁾ dazu kommt, bei der Gans eine nicht in der Fenestra rotunda befindliche Membrana tympani secundaria zu beschreiben. Meines Erachtens muss man den Cheloniern, Ophiidiern und der Gans den Besitz einer Fenestra rotunda s. cochlearis und einer Membrana tympani secundaria absprechen. Diese haben sich bei diesen Thieren ebenso wenig gebildet wie beim Frosch.

Das Loch, durch das der Recessus scalae tympani sich bei den Lacertilern in die Paukenhöhle öffnet, wird stets Foramen jugulare externum genannt, und wiewohl keine Vene mehr durch das Loch austritt, hat es doch einmal dazu gedient, und in so fern ist der Name nicht unberechtigt. Bei allen Lacertilern tritt auch der N. glossopharyngeus hindurch, es ist demnach eigentlich aus der Vereinigung zweier Löcher entstanden. Das Gehörorgan hat sich nun aber bei den Lacertilern dieses Lochs bedient, um eine Vorrichtung zu schaffen, welche dieselbe Function hat wie die Fenestra rotunda sammt der Membrana tympani secundaria des Huhns und der Säugethiere. Dabei herrscht sowohl im Aufbau als in der Lage eine beträchtliche Uebereinstimmung. Will man daher auch bei den Lacertilern von einer Membrana tympani secundaria und einer Fenestra rotunda s. cochlearis sprechen, so muss man dabei im Auge behalten, dass diese Vorrichtung unabhängig sowohl von der der Vögel als auch von der der Säugethiere entstanden ist.

Bei den Säugethiern besteht neben der Fenestra rotunda noch ein Foramen jugulare externum wie bei den Vögeln. Vielleicht hat

1) Skelet der Lacertiden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 103, Abth. 1, 1894, und in seinen andern Arbeiten über das Kopfskelet der Lacertilier.

2) Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel, in: Anat. Stud., Heft 2, p. 200, 201.

auch bei diesen Thieren der Ductus perilymphaticus sich des Canalis jugularis bedient, um die äussere Oberfläche der Schädelwand zu erreichen, und ist erst später gegen denselben abgegrenzt, doch habe ich in den nur auf einige wenige Arten sich beziehenden Angaben von RETZIUS ¹⁾ nichts gefunden, das hierin Klarheit bringt. Und so ist es sehr wohl möglich, dass die Bildung der Fenestra cochlearis bei den Säugethieren, die doch ganz unabhängig von dem bei den Sauropsiden stattfindenden Process geschehen ist, auf mehr directem Wege und unabhängig vom Aquaeductus cochleae stattgefunden hat. Daher ist es noch sehr fraglich, ob die Fenestra cochlearis der Säugethiere der des Huhns homolog ist. Zwar herrscht grosse Aehnlichkeit im Bau und in der Lage, auch bezüglich der Scala tympani, aber auf der andern Seite muss angenommen werden, dass beide selbständig, ohne directen genetischen Zusammenhang, entstanden sind, und es ist nicht bewiesen, dass dabei derselbe Weg befolgt worden ist, dass also die Fenestra auch bei den Säugern ein abgeschnürter Theil des Foramen jugulare externum ist.

Meist mündet bei den Lacertiliern der Recessus scalae tympani nur durch ein einziges, ziemlich weites Loch in das Cavum cranii. Dieses Loch ist darin gleichzeitig das Foramen jugulare internum, Foramen glossopharyngei und Loch für den Ductus perilymphaticus. Bei den Geckoniden aber (*Gecko* und *Hemidactylus*) steht der Recessus durch zwei gleich grosse Löcher in Verbindung mit der Schädelhöhle, von welchen das vordere für den Ductus perilymphaticus, das hintere für den N. glossopharyngeus dient; das hintere Loch ist aber um so vieles weiter, als es für den Nerven allein nöthig wäre, dass es wohl ursprünglich und wohl auch noch beim Embryo, für den Durchtritt der Vena jugularis interna gedient haben mag. Bei *Amphisbaena* tritt der Ductus perilymphaticus zusammen mit dem N. glossopharyngeus durch ein Loch, während die Vena jugularis interna, die, wie ich im vorigen Paragraphen schon erwähnt habe, bei dieser Art Zeit Lebens bestehen bleibt, durch ein anderes, weiter caudalwärts liegendes Loch, zusammen mit dem N. vagus, in den Recessus tritt (Fig. 72).

Ueber den Glossopharyngeus und Vagus, die oft Beziehungen zum Recessus scalae tympani haben, habe ich bei der Besprechung der Fenestra rotunda und des Saccus perilymphaticus nur wenig gesagt, weil sie mir nur von untergeordneter Bedeutung für die Entstehung

1) Das Gehörorgan der Wirbelthiere, II, 1884.

der Fenestra zu sein scheinen, da Nervencanäle wegen ihrer Engheit wohl erst in letzter Linie einen Weg für den Ductus perilymphaticus geliefert haben dürften.

Der Verschluss des Saccus perilymphaticus gegen die Paukenhöhle geschieht durch eine aus drei Schichten aufgebaute Wand, nämlich durch die Paukenhöhlenschleimhaut, welche an dieser Stelle nicht verändert wird, durch die Wand des Saccus perilymphaticus selber und durch eine diese beiden trennende, ziemlich mächtige Schicht lockern Bindegewebes. Zur Ausbildung einer Membran im Foramen jugulare kommt es also eigentlich nicht. Auch füllt der Saccus perilymphaticus nur einen Theil des Recessus, der im Uebrigen von lockerm Bindegewebe ausgefüllt wird. Dabei ist die Schleimhaut der Paukenhöhle nicht immer glatt über den Eingang des Recessus ausgespannt, sondern sie stülpt sich oft etwas in denselben hinein, z. B. ziemlich stark bei den Geckoniden, sehr erheblich bei *Gerrhosaurus*. Doch ist die Stelle des eigentlichen Foramen jugulare zu unbestimmt, namentlich auch durch das von seinem ventralen Rande vorspringende Tuberculum spheno-occipitale, als dass man bestimmt angeben könnte, in welchem Maasse eine solche Einstülpung der Paukenhöhle in den Recessus stattgefunden habe. Bei *Iguana* scheint der in der ventralen Schädelwand ausgehöhlte Nebenraum der Paukenhöhle, in den auch der Recessus mündet, durch excessive Entwicklung des Tuberculum spheno-occipitale und einiger Leisten auf der Seitenwand des Schädels, mehr noch als durch Aushöhlung der Schädelknochen, entstanden zu sein. Als Recessus scalae tympani selber darf man ihn bestimmt nicht auffassen, denn dieser liegt tiefer in der Schädelwand und ist in normaler Weise ausgebildet (§ 1).

§ 11. Das Trommelfell.

Dasselbe besteht bekanntlich aus drei Schichten, der Haut, der Schleimhaut der Paukenhöhle und, zwischen beiden, noch einer besondern Schicht straffen Bindegewebes mit elastischen Fasern. Meist ist das Trommelfell so dünn, dass diese Schichten nicht mehr zu erkennen sind. Sehr schön kann man diesen Aufbau aber, ausser natürlich auch bei Embryonen, bei den Thieren sehen, welche ein in der Rückbildung begriffenes, nicht mehr functionirendes Trommelfell haben, so bei *Anguis*, wo die Epidermis noch ziemlich stark, die Paukenhöhlenschleimhaut aber im Bereich des Trommelfells gar nicht mehr verändert ist. Auch bei *Sphenodon* bleibt diese Schleimhaut, wo sie die innere Schicht des Trommelfells bildet, unverändert (vergl.

darüber das im beschreibenden Theil Gesagte). Indem die Columella auris nach aussen von der Paukenhöhlenschleimhaut (§ 6) und selbstverständlich nach innen von der Haut liegt, kommt ihr Insertionstheil bei der Bildung des Trommelfells in die mittlere Schicht desselben zu liegen, die dort dann auch sehr dick ist. Auch die dem M. stapedius entsprechende Sehne (§ 5), so weit sie im Trommelfell vom einen Ende des Insertionstheiles der Extracolumella zum andern zieht, liegt in dieser Schicht. Dadurch entsteht also ein verdickter Streifen im Trommelfell, welcher sich an der Innenfläche desselben immer deutlich vorwölbt, aber auch meist von aussen sehr deutlich sichtbar ist und bei den Geckoniden und *Uroplates* sehr stark nach aussen vorspringt (Fig. 6, 18). Oft auch ist die Insertion von aussen kaum unterscheidbar, oder sie ist, als opaker Streifen im übrigens durchscheinenden Trommelfell, wohl deutlich, springt aber nur sehr wenig lateralwärts vor. Die Insertion erstreckt sich immer von der Mitte des Trommelfells zum dorsocaudalen Rande, entweder mehr dorsalwärts (Geckoniden) oder mehr caudalwärts (*Varanus*), oder ihre Richtung liegt zwischen diesen beiden Extremen (die meisten Lacertiliern). Auf den im Trommelfell liegenden Theilen der Columella und ihrer Sehne sind die Haut und Schleimhautschichten viel dicker und weniger verändert als auf dem übrigen Trommelfell. So zeigt die Haut auf diesem freien Theil des Trommelfells bei den Geckoniden noch dieselben, von riesigen Chromatophoren herrührenden schwarzen Flecken wie die Haut der äussern Gehörhöhle.

Wie die Extracolumella sich mit der mittlern Schicht des Trommelfells verbindet, habe ich nicht genauer untersucht. Ebenso wenig kann ich über die Histologie des Trommelfells Mittheilungen machen. Dafür verweise ich auf die Abhandlung von MOLDENHAUER¹⁾.

Die Pars inferior der Extracolumella drückt die Mitte des Trommelfelles lateralwärts vor und spannt dadurch das Trommelfell, das kegelförmig nach aussen vorgewölbt wird. Dies geschieht bei den Lacertiliern in sehr verschiedenem Maasse; oft ist das Trommelfell beinahe eben und sehr wenig gespannt. Bei den Geckoniden ist es sehr stark gespannt, und wird sogar durch eine sehr eigenthümliche Vorrichtung eine weniger stark gespannte Randzone von einem stark kegelförmig gewölbten, mittlern Felde getrennt. (Für nähere Angaben hierüber vergl. man bei *Gecko verticillatus* im beschreibenden Theil.) Muskeln,

1) Vergleichende Histologie des Trommelfells, in: Arch. f. Ohrenheilkunde, V. 13, 1877, p. 113.

durch welche die Spannung des Trommelfells geändert werden kann, fehlen, mit einziger Ausnahme der Geckoniden, welche einen Laxator tympani besitzen. Für eine ausführliche Beschreibung der Function dieses Muskels verweise ich auf die Beschreibung von *Gecko verticillatus* und auf § 5.

Der vordere Rand des Trommelfells inserirt sich immer am Quadratum¹⁾, sei es am lateralen Rande dieses Knochens oder an dessen Hinterfläche. Doch ist die Insertionslinie auf dem Quadratum niemals durch eine Furche oder in anderer Weise angedeutet. Sehr fest ist diese Verbindung denn auch nicht. Der dorsale Rand inserirt sich meist in derselben Weise am Quadratum, wobei auch noch das Paraquadratum Dienst thun kann (§ 1). Dorsal und caudal dient oft das dorsale Ende des Zungenbeinbogens, der dort dem Processus paroticus fest verbunden ist, oder sonst ein knorpliger Anhang dieses Knochenfortsatzes als Basis für die Insertion des Trommelfells. Der eigentliche hintere Rand liegt auf dem Depressor mandibulae oder dem Sphincter colli und ist mit der Haut und der Schleimhaut der Paukenhöhle auf diesen Muskeln in hohem Maasse verschiebbar, so dass die Contractionen des Muskels diesen Rand des Trommelfells wenig beeinflussen, vor allem wenn die Haut durch das Auftreten starker Knochenschuppen sehr wenig beweglich ist. Meist zieht in diesem Rande ein mehr oder weniger deutliches Faserbündel vom Processus paroticus ventralwärts; doch wird dieses Ligament nahe dem Unterkiefer undeutlicher, so dass man es dort nicht mehr bestimmt abgrenzen kann. Dagegen zieht bei den Geckoniden von der Mitte des hintern Trommelfellrandes ein Band ventro-caudalwärts und heftet sich an das hintere Ende des Unterkiefers (Fig. 4, 6); dieses Band ist für die Spannung des Trommelfells sehr wichtig. Bei *Uroplates* ist es weniger deutlich. Der ventralwärts ziehende Zungenbeinbogen liegt bei den Geckoniden und *Uroplates* dem hintern Trommelfellrand sehr nahe, und dass dieser sich nicht an ihm inserirt, schreibe ich der Beweglichkeit des Zungenbeinbogens zu (siehe unter *Gecko verticillatus*). Der ventrale Rand des Trommelfells liegt auf dem M. pterygoideus oder auch wohl auf dem zwischen den Fasern des Muskels hervortretenden obern Rand des Processus retroarticularis des Unterkiefers. Doch verbindet er sich niemals unmittelbar mit dem Knochen, sondern ist mit diesem durch Bindegewebe verbunden

1) Bei *Sphenodon* aber inserirt derselbe sich am Quadratojugale. das bei diesem Thier dem Quadratum lateral aufliegt.

(Fig. 18, 52). Eine festere Verbindung wäre bei den, wenn auch nur geringen Bewegungen, welche dieser Abschnitt des Unterkiefers beim Oeffnen des Mundes ausführt, wohl ein Nachtheil und könnte zur Beschädigung des Trommelfells führen.

Das Oeffnen und Schliessen des Mundes beeinflusst stets die Form des vom Quadratum, vom Processus retroarticularis des Unterkiefers und vom Depressor mandibulae gebildeten Rahmens, in dem das Trommelfell ausgespannt ist. Sein hinterer ventraler Theil wird beim Oeffnen des Mundes etwas dorsal und nach vorn verschoben. Doch wird dies wohl darum die Spannung des Trommelfells wenig beeinflussen, weil die Mitte des letztern bei Verminderung der Spannung direct von der Columella auris weiter lateralwärts vorgedrückt werden wird (vergl. § 5), wodurch die Spannung wieder zunimmt.

Die Form des Trommelfells wird durch die Theile, denen sein Rand sich inserirt, bestimmt, demnach durch die Form des Rahmens, der zwischen Quadratum vorn und M. depressor mandibulae hinten offen bleibt. Meist ist es denn auch ein vertical gestelltes Oval, oft erheblich höher als breit (Geckoniden), oft auch mehr gerundet (*Mabuia*). In andern Fällen ist die Längsaxe schräg von vorn und dorsal ventrocaudalwärts gerichtet (*Ophisaurus*, Fig. 52). Bei vielen Agamiden hat der M. depressor einen mehr oder weniger horizontalen Verlauf und giebt dadurch dem dorsocaudalen Rande des Trommelfells einen mehr oder weniger geraden Verlauf (Fig. 26). In den systematischen Arbeiten über die Lacertilier wird die Form des Trommelfells meist angegeben; so findet man ausführliche Angaben in BOULENGER's Catalogue of the Lizards in the British Museum, 1885. Daraus geht hervor, dass die Form im Allgemeinen nur für die Unterscheidung der Arten und Genera Werth hat und sehr veränderlich ist. Eine ausführliche Zusammenstellung über dieselben hätte also keinen Zweck, und ich kann daher darauf verzichten.

Auch die Grösse des Trommelfells ist äusserst veränderlich; sie wird hauptsächlich von der sehr variirenden Grösse des Quadratoms bestimmt. Ein sehr grosses Trommelfell haben einige Geckoniden und einige Agamiden, z. B. *Uromastix* (Fig. 22), wo das Trommelfell mehr als halb so hoch wie der Kopf ist. In andern Fällen ist das Trommelfell sehr klein; so ist seine Höhe bei *Draco volans* $1\frac{1}{3}$ mm bei einer Kopfhöhe von $10\frac{1}{2}$ mm, so dass die Höhe des Trommelfells nur $\frac{1}{9}$ von der Kopfhöhe ist. Dies ist ein sehr grosser Unterschied, und dabei habe ich doch beide Beispiele aus der Familie der Aga-

miden genommen. Auch bei den Iguaniden ist die Grösse sehr veränderlich. Meist geben die ausführlichen Angaben der Systematiker hierüber Aufschluss, und eine ausführlichere Behandlung an dieser Stelle dürfte wohl überflüssig sein.

Meist schaut das Trommelfell rein lateralwärts (*Varanus*, *Iguana*, die meisten Agamiden etc.); doch liegt oft der hintere Rand weiter medial als der vordere, so dass dann das Trommelfell mehr oder weniger caudalwärts sieht (dies ist sehr stark bei *Phrynosoma* ausgeprägt, auch deutlich bei den Geckoniden). Bei *Phrynosoma* schaut es auch noch ziemlich stark ventral-, bei den Geckoniden und *Uroplates* dorsalwärts (Fig. 5 und 18). Eine Bedeutung für das Gehörorgan kann ich diesen Abweichungen von der rein lateralwärts schauenden Stellung des Trommelfells nicht zuschreiben; sie werden vielmehr durch andere Momente, z. B. durch die Form des Quadratus und die Verengerung des Kopfes im Halse (*Phrynosoma*, Geckoniden), bedingt.

Sehr veränderlich ist auch die Dicke des Trommelfells. Oft eine sehr dünne, durchsichtige, farblose und dann auch meist stärker gespannte Membran (Geckoniden, *Mabuia*) ist sie doch meist etwas dicker, bräunlich, durchscheinend und ziemlich resistent, dabei auch weniger stark gespannt (*Iguana*, *Varanus* und viele andere). Es giebt aber auch Formen, bei denen das Trommelfell vollständig undurchsichtig, von beträchtlicher Dicke und gefärbt ist, z. B. weiss mit kleinen, von riesigen Chromatophoren herrührenden Flecken bei einigen Arten von *Phrynosoma* und bei *Draco volans*. In diesem Falle ist das Trommelfell auch kaum noch gespannt, sondern schlaff und in seiner Functionsfähigkeit jeden Falls stark beeinträchtigt.

Diese Rückbildung des Trommelfells geht nun aber bei einigen Lacertiliern noch weiter. Als Beispiel führe ich hier einige Arten des Genus *Draco* an. Die meisten Arten dieses Genus haben noch ein nicht undeutlich umrandetes Trommelfell, das nur wenig tiefer liegt als die Hautoberfläche, in so fern es etwas dünner ist als die Haut. Dabei liegt es auch an einer etwas tiefern Stelle der Kopfoberfläche. Es ist dick, weisslich oder sonst gefärbt, mit undeutlicher, aber doch sichtbarer Insertion der Extracolumella. Ein gutes Beispiel hierfür ist *Draco volans*. Bei *Draco reticulatus* ist das Trommelfell entweder ganz glatt, oder sein hinterer, dorsaler Abschnitt, mit der sehr undeutlichen Insertion der Columella, ist beschuppt; die Schuppen sind denen der lateralen Halswand vollständig ähnlich,

und dadurch ist es unmöglich, von aussen das Trommelfell caudalwärts abzugrenzen. Das ganze Gebiet des Trommelfells ist etwas eingesunken.

Bei *Draco lineatus* ist das Trommelfell beinahe vollständig, bei einigen Exemplaren sogar überall, mit denselben Schuppen bedeckt, die auch die laterale Haut des Halses zeigt. Die Einsenkung giebt die Stelle des Trommelfells an, die Insertion der Columella bildet einen sehr flachen Höcker; am vordern Rande kann man leicht den lateralen Rand des Quadratum durchfühlen. Hier ist das Trommelfell zu einer gewöhnlichen Hautstrecke geworden, die nur noch durch Vergleichung mit andern Draconiden von aussen zu finden ist, auch als leicht eindrückbare Stelle der Haut, direct caudalwärts vom Quadratum. Sehr deutlich fand ich die Beschuppung auch bei einem Exemplar von *Draco spilonotus*, trotzdem BOULENGER ¹⁾ von dieser Art angiebt, dass das Trommelfell unbeschuppt sei. Von einem Functioniren des Trommelfells bei *Draco lineatus* und *D. spilonotus* kann nicht die Rede mehr sein. Der offene Rahmen zwischen Quadratum und M. depressor mandibulae ist sehr klein, doch ist er dies auch bei den Arten dieses Genus, bei denen noch ein deutliches Trommelfell auftritt. In dieser Weise wird bei sehr vielen Lacertiliern das Trommelfell rückgebildet, worüber erst am Ende des folgenden Paragraphen genauere Angaben folgen sollen, nachdem noch eine andere Weise der Rückbildung des Trommelfells besprochen ist.

Da das Trommelfell seiner Function zu Liebe ziemlich zart sein muss und darum sehr leicht beschädigt werden kann, sind Schutzvorrichtungen sehr verbreitet. Dazu gehört in erster Linie eine tiefere Lage des Trommelfells, die im nächst folgenden Paragraphen besprochen werden soll. Eine andere Schutzvorrichtung bei oberflächlicher Lage besteht in dem Auftreten von Stacheln an den Rändern des Trommelfells, namentlich solchen, die sich vom vordern Rande caudalwärts über das Trommelfell legen (*Phrynosoma*, *Agama spinosa* und andere Arten von *Agama*, *Liolaemus nigromaculatus*, vor allem beim Männchen, *Uta*, *Acanthodactylus scutellatus*, *Eremias suborbitalis* etc.). Hierüber berichtet BOULENGER in seinem Catalogue of the Lizards sehr ausführlich, und daraus ist ersichtlich, dass hierin im Allgemeinen nur ein Merkmal zur Unterscheidung von Arten vorliegt.

1) Catalogue of Lizards in the British Museum Nat. Hist., 1885

§ 12. Ueber die äussere Gehörhöhle und die Rückbildung des Trommelfells bei den Lacertiliern.

Bei sehr zahlreichen Lacertiliern hat das Trommelfell eine ganz oberflächliche Lage, so dass seine Aussenfläche vollständig frei zu Tage liegt. Es ist ein stark verdünnter Abschnitt der Haut; liegt er nun in dem Niveau der tiefsten Hautschichten, so ist er um die ganze, oft beträchtliche Dicke der Haut eingesunken (Fig. 100). Bei vielen Arten liegt das Trommelfell am caudalen Rande noch etwas tiefer, alsdann wölbt die Haut sich auch mehr oder weniger stark in einer dicken Falte von hinten her über dasselbe (*Tupinambis nigropunctatus*, *Lacerta ocellata*, *Varanus*). Dabei schaut das Trommelfell etwas caudalwärts (Fig. 101).

Aber auch von vorn her kann sich eine Falte der Haut über das Trommelfell legen und dessen vordern Theil bedecken, so bei *Uromastix spinipes* (Fig. 21 u. 22), bei welcher Art diese Falte neben der oben beschriebenen vorkommt und der grösste Theil des Trommelfells von ihnen verdeckt wird. Der Bedeckung durch Schuppen, die sich vom vordern Rande hinüber legen, habe ich schon Erwähnung gethan; die Falte bei *Uromastix spinipes* schliesst sich dergleichen Bildungen eng an, da ihr Rand auch grössere Schuppen trägt, die sie vervollständigen; Gleiches scheint bei verschiedenen andern Arten dieses Genus vorzukommen; so wenigstens bei *U. acanthinurus*. Wird das Trommelfell noch mehr in die Tiefe verlagert, so entsteht nach aussen vom Trommelfell eine Vorhöhle, deren Communication mit der Aussenwelt nun aber durch Falten verengert wird zu einer Oeffnung, die meist beträchtlich kleiner ist als das Trommelfell (Fig. 102). In dieser Weise entstehen eine äussere Gehörhöhle und eine äussere Gehöröffnung. Ich spreche von einer Höhle, und nicht von einem Gang, wie man dies bei den Vögeln und Säugthieren und wie KILLIAN¹⁾ es auch bei den Geckonen thut, weil ihre Form immer die eines sehr flachen, über dem Trommelfell ausge-

1) Die Ohrmuskeln des Crocodils, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890, p. 653; WIEDERSHEIM, Grundriss d. vergl. Anat. d. Wirbelthiere, 1893, p. 363. — SCHWALBE hebt in seiner Arbeit: „Ueber Auricularhöcker bei Reptilien“, in: Anat. Anz., 1891, p. 63 schon das Auftreten eines „äussern Gehörgangs“ und einer „äussern Ohröffnung“ bei Scincoiden und Ascalaboten hervor und weist darauf hin, dass diese Bildungen den Systematikern schon längst bekannt und nicht unvollkommener sind als bei den Vögeln.

breiteten Trichters ist, dessen excentrisches, nach vorn verschobenes, spitzes Ende von der äussern Gehöröffnung eingenommen wird. Bei *Zonurus* wird die Höhle mehr durch die dicke, von der Temporalgrube über das Trommelfell bis zu dessen Mitte ragende Hautfalte gebildet, welche durch starke Knochenschuppen sehr ste ist und etwas vom Trommelfell lateralwärts absteht (Fig. 44); doch liegt hier das Trommelfell auch ziemlich tief, wenn sich auch von hinten keine wirkliche Falte über dasselbe legt. Nach Entfernung der Haut verschwindet aber gleichzeitig die äussere Begrenzung der Höhle, und liegt das Trommelfell nur sehr wenig tiefer, ventrocaudalwärts noch am meisten, als die frei gelegten Muskeln (Fig. 45). Bei *Heloderma suspectum* überwiegt gleichfalls bei der Bildung der äussern Gehörhöhle die dicke, stark verknöcherte Haut der Temporalgegend, aber auch die Falte am hintern Rande des Trommelfells ist sehr gross und wird, ausser von der ziemlich dicken Haut, von den vordern Theilen des Sphincter colli und des Depressor mandibulae gebildet. Hierdurch ist bei *Heloderma suspectum* auch die äussere Gehöröffnung sehr deutlich, von der man bei *Zonurus* eigentlich nicht reden kann. Bei *Gerrhosaurus nigrolineatus* liegt das Trommelfell zwar ziemlich tief, wird aber grössten Theils unbedeckt gelassen und ist leicht von aussen sichtbar; am Hinterrande findet sich nur eine sehr niedrige Falte, und vorn wird es nur von einer langen, schmalen Schuppe etwas bedeckt. Diese Schuppe ist aber bei *Gerrhosaurus validus* und *G. typicus* viel breiter, wodurch eine äussere Gehörhöhle abgegrenzt wird, die durch eine lange, breite, verticale Spaltöffnung nach aussen mündet.

Mit diesem weniger gut ausgebildeten Typus einer äussern Gehörhöhle kann ich mich hier aber nicht weiter beschäftigen. Es ist nicht mein Zweck, ihr Vorkommen in jeder ihrer Variationen zu schildern.

Bei vielen Arten liegt das Trommelfell namentlich vorn viel tiefer als bei den genannten drei Arten; entfernt man bei ihnen die Haut, so wird zwar die äussere Gehöröffnung etwas weiter, aber die Höhle zeigt sich vor allem von Muskeln und Skelettheilen begrenzt und bleibt vollständig erhalten. Meist inserirt das Trommelfell sich nicht nahe dem lateralen Rande des Quadratus, wie bei *Gerrhosaurus* und *Zonurus*, sondern weit medialwärts an der Hinterfläche der stark verbreiterten lateralen Lamelle dieses Knochens (§ 1), z. B. bei den Geckoniden (Fig. 5, 7, 18), *Mabuia* und vielen andern Scinciden. Doch ist dies nicht absolut nothwendig; so haben *Ophisaurus apus* und *Trachysaurus rugosus* eine sehr typische äussere Gehörhöhle mit

enger Oeffnung, und doch inserirt das Trommelfell sich nur sehr wenig medianwärts von dem Rande der nicht besonders starken lateralen Lamelle des Quadratus (Fig. 47, 50, 52). Allerdings ist die Höhle bei diesen letztern Arten sehr flach. Der caudale Rand des Trommelfells legt sich an die Haut, welche die mediale Fläche der lateralen Halsmuskeln bekleidet, die sich in der Falte, welche die hintere äussere Wand der Gehörhöhle ausmacht, über das Trommelfell nach vorn ausdehnen (Fig. 7, 102). Auch dorsalwärts dehnt die äussere Gehörhöhle sich oft mit dem Trommelfell viel weiter aus als die äussere Gehöröffnung, und dadurch wird die Höhle noch vollständiger begrenzt (Geckoniden, *Mabuia*, *Trachysaurus*, *Ophisaurus*). Von unten her bleibt das Trommelfell meist frei, so dass die äussere Gehöröffnung über dem vordern ventralen Abschnitt derselben liegt.

Da die vordere Wand der Gehörhöhle vom Quadratum oder von der durch Knochenschuppen sehr festen Haut (*Ophisaurus*, *Trachysaurus*) gebildet wird oder von beiden, so ist diese Wand immer fest und bleibt in genügender Entfernung vom Trommelfell. Die hintere Falte könnte sich aber ohne besondere Vorrichtungen sehr leicht auf das Trommelfell legen und dessen Schwingungsfähigkeit stark beschränken, wohl auch bei der Contraction der in der Falte lagernden Muskeln dasselbe beeinflussen und die Columella auris erschüttern. Durch ein hyalinknorpeliges Stück an der dorsalen oder dorsocaudalen Wand der Höhle wird nun das Trommelfell bis ziemlich weit ventralwärts überdeckt und die Muskeln an seinem hintern Rande lateralwärts von demselben abgedrängt. Dieser Knorpel ist bei den Geckoniden der stark verbreiterte, dorsale Abschnitt des Zungenbeinbogens, der dort dem Processus paroticus sich anlegt; ihm hilft der Bogen, der als runder Knorpelstab in der hintern Wand der Gehörhöhle ventralwärts zieht (Fig. 4, 6, 18). Doch werden bei den Geckoniden (Fig. 5, 7) und noch mehr bei *Uroplates* (Fig. 17, 18), vor allem durch das sehr stark lateralwärts verbreiterte Quadratum die Wandungen der Gehörhöhle vom Trommelfell abgedrängt. Bei *Ophisaurus apus*, *Trachysaurus rugosus*, *Mabuia multifasciata* etc., kurz bei der Mehrzahl der übrigen Lacertilier, bei denen nicht, wie bei den Geckoniden und *Uroplates*, der Zungenbeinbogen bis zum Schädel reicht und die doch eine äussere Gehörhöhle haben, dient hierzu eine meist sehr grosse, dicke Platte hyalinen Knorpels, welche dem dorsalen Theil des Quadratus lateral aufsitzt, gegen diesen Knochen aber deutlich abgegrenzt ist (Fig. 49, 52). Diese Platte reicht mehr lateralwärts

(*Ophisaurus*, Fig. 49, 52, *Anguis*), oder sie geht dem Trommelfell beinahe parallel, mehr ventral (so bei *Trachysaurus rugosus*, Fig. 65).

Eine detaillirte Schilderung der äussern Gehörhöhle kann ich hier nicht geben, sondern verweise dafür auf verschiedene im beschreibenden Theil besprochene Thiere, die Geckoniden, *Ophisaurus* und die Scinciden. Das Trommelfell ist bei den Formen, welche eine äussere Gehörhöhle haben, zarter als bei oberflächlicher Lage; meist ist es sogar sehr dünn und durchscheinend (Geckoniden, Scinciden).

Die äussere Gehörhöhle wird von der beträchtlich veränderten, stark verdünnten Haut ausgekleidet. Verknöcherungen fand ich nicht darin, auch nicht bei *Ophisaurus*. Bei den Geckoniden war ebenfalls jede Spur von Schuppen verschwunden; bei *Ophisaurus* und *Mabuia* waren dieselben in unmittelbarer Nähe der äussern Gehöröffnung noch angedeutet, aber doch sehr klein. Auf etwaige feinere Abweichungen in der histologischen Structur dieser Theile der Haut habe ich nicht geachtet.

Die Grösse und Form der äussern Gehöröffnung sind, wie aus dem Gesagten ersichtlich, sehr verschieden. Sie ist entweder oval und gross oder oftmals sehr klein und rund oder eine Spalte, die dann meist vertical (die meisten Geckoniden), zuweilen auch mehr horizontal ist (*Ophisaurus*, Fig. 46). Bei einigen Geckoniden, nämlich *Gecko verticillatus*, *Pachydactylus bibroni*, *Thecadactylus rapicaudus* und *Tarentola annularis*, fand ich einen Schliessmuskel im hintern Rande der äussern Gehörhöhle, der dorsal und nach hinten mehr oder weniger deutlich mit dem Sphincter colli zusammenhängt und aus einer Umbildung der vordersten Fasern dieses Muskels hervorgegangen ist. Für sein genaueres Verhalten verweise ich auf *Gecko verticillatus* im beschreibenden Theil (siehe auch Fig. 15). Bei *Hemidactylus frenatus*, *Ptyodactylus lobatus* und *Uroplates fimbriatus* sowie bei allen andern untersuchten Lacertiliern fehlt der Muskel, der also nur einem Theil der Geckoniden zukommt und sich innerhalb dieser Familie entwickelt haben muss. Er zieht die Hautfalte hinter der Ohröffnung, welche wegen der geringen Dicke der Haut leicht beweglich ist, von hinten her bis über den vordern Rand der Gehöröffnung und schliesst damit die letztere.

Die Grösse der äussern Gehörhöhle wird am besten ausgedrückt durch die Dimensionen des Trommelfells. Die Höhle ist ja als ein flacher Spaltraum über demselben ausgebreitet, und ihre Umgrenzung fällt mit dem Rande des Trommelfells zusammen. Vergleicht man also die Höhe und Breite des Trommelfells und der Gehöröffnung, so be-

kommt man ein gutes Maass, um die Abgrenzung der Gehörhöhle zu beurtheilen; darin liegt auch das Maass der Ueberdeckung des Trommelfells eingeschlossen.

So finde ich bei einem Exemplar von *Gecko verticillatus*, dessen Kopf 24 mm hoch ist, eine spaltförmige äussere Gehöröffnung, die $6\frac{3}{4}$ mm hoch und im geöffneten Zustande 1 mm breit ist, während das Trommelfell eine Höhe von 9 mm und eine Breite von $5\frac{1}{2}$ mm hat. Bei *Mabuia* war das Trommelfell 4 Mal so gross wie die äussere Gehöröffnung.

In der That ist die Oeffnung oft sehr klein. Bei vielen Arten kommt hierzu noch eine Vorrichtung in Form von grössern Schuppen oder einer Hautfalte, welche die äussere Gehöröffnung überdeckt, sei es theilweise, sei es vollständig. So wird bei *Scincus officinalis* die sehr kleine, spaltförmige Oeffnung durch vier vor ihrem vordern Rande liegende, stark verlängerte Schuppen vollständig überdeckt und verschlossen. Bei einigen *Mabuia*-Arten, wie *Mabuia megalura*, *M. taitana*, findet sich nach BOULENGER ¹⁾ dasselbe, während bei *Egernia dorsalis*, *Scapteira ctenodactyla* und *S. cuneirostris* ein Fältchen der Haut die Oeffnung theilweise überdeckt. In BOULENGER's Catalog finden sich viele Beispiele einer solchen mehr oder weniger vollkommenen Ueberdeckung. Bei allen Lacertiliern mit kleiner und dazu noch ganz verborgener äusserer Gehöröffnung werden die Schallwellen nur sehr geschwächt das Trommelfell treffen. Wohl sind die grössere Zartheit und stärkere Spannung, die dasselbe bei tiefer Lage zeigt, als diese Schwächung etwas compensirend zu betrachten, allein bei Arten wie *Ophisaurus apus* und *Scincus officinalis* und vielen andern muss dieses letztere eine ungenügende Entschädigung sein, denn bei diesen ist die Oeffnung zu klein. Bei den Geckoniden, die im Allgemeinen ein sehr gutes Gehör zu haben scheinen, ist denn ja auch die Oeffnung fast stets ziemlich gross.

Bei *Anguis fragilis* zieht die Haut continuirlich über die Gehörgegend hinweg; doch kommt bei den osteuropäischen Exemplaren noch eine deutliche, wenn auch sehr kleine äussere Gehöröffnung vor. Präparation sowohl als Schnittserien lehrten mich, dass *Anguis* sich im Bau der Gehörgegend sehr eng dem nahe verwandten *Ophisaurus apus* anschliesst; so ist der Knorpelanhang auf dem Quadratum (siehe oben), der bei *Ophisaurus* das Trommelfell dorsal überdeckt, auch bei *Anguis*

1) Catalogue of the Lizards in the British Museum Nat. Hist., 1885—1887.

gut entwickelt. Zwischen den Skelettheilen und Muskeln bleibt bei *Anguis* ein Raum, der dem bei *Ophisaurus* von der äussern Gehörhöhle eingenommenen in seiner Begrenzung vollständig entspricht, bei *Anguis* aber von einer Masse lockern Bindegewebes ausgefüllt wird, in der ein canalförmiger Rest der äussern Gehörhöhle liegt. Diese ist medial etwas ausgebreitet über das straffere Bindegewebe, das die mittlere Schicht des Trommelfells repräsentirt, und mündet durch eine äusserst kleine Oeffnung an der Basis einer Schuppe nach aussen. Die Oeffnung ist viel zu klein, als dass man sie mit der Lupe finden könnte. Das Trommelfell ist verdickt, rückgebildet (§ 11). Ausführlicheres hierüber findet man im beschreibenden Theil.

Das Endresultat der Rückbildung bei *Anguis* ist, dass die Haut continuirlich über der Gehörgegend hinweg zieht. Hierin stimmt diese Art mit einigen Draconiden überein (§ 11), auch darin, dass bei diesen Arten von *Draco* und bei *Anguis* der M. depressor mandibulae beinahe direct caudalwärts vom Quadratum liegt, so dass zwischen beiden kein Rahmen für ein Trommelfell mehr übrig bleibt. Dagegen besteht keine Uebereinstimmung in der Art der Rückbildung innerhalb des Genus *Draco* (§ 11) und bei *Anguis*. Bei *Anguis* haben wir einen Verschluss der äussern Gehöröffnung bei sehr tiefer Lage des Trommelfells, und letzteres hat keinen directen Antheil an der Rückbildung, während bei *Draco* die Ursache der Rückbildung bis zum totalen Schwund eine Veränderung der äussern Schicht des oberflächlich liegenden Trommelfells ist, welche wieder den Charakter der normalen Haut annimmt.

Als Merkmal, aus dem man im Allgemeinen sehen kann, welchem der beiden Wege die Rückbildung folgte, dient der Unterschied in der Stelle, wo die Columella auris endet. Diese reicht bei *Draco* zwischen Quadratum und M. depressor mandibulae hindurch bis an die Haut, die ja die Lage des Trommelfells angiebt; bei *Anguis* aber lag das Trommelfell vor der Rückbildung schon medial vom Depressor, wie es auch bei *Ophisaurus* liegt, demgemäss reicht der Insertionstheil der Columella auris denn auch nur bis an die mediale Fläche dieses Muskels, und geht die Columella nicht zwischen Depressor und Quadratum hindurch bis an die Haut. Doch kann letzteres durch Veränderungen der Columella auris leicht weniger deutlich werden. So reicht bei *Chamaeleon vulgaris* (siehe den beschreibenden Theil) die Columella auris, die noch einen gut entwickelten Insertionstheil hat, zwar zwischen Quadratum und Depressor lateralwärts, erreicht die Haut aber nicht mehr und wird von den vordersten und lateralsten

Fasern des Depressor von derselben getrennt. Obwohl nun hier die Entfernung der Columella von der Haut so klein ist, dass schwerlich an Rückbildung einer ehemaligen äussern Gehörhöhle gedacht werden kann und der Zustand wohl als durch Rückbildung eines oberflächlichen Trommelfells, wie bei *Draco*, entstanden betrachtet werden muss, würde es bei etwas weiterer Entfernung des Columellaendes von der Haut, wodurch die Extracolumella nicht mehr so weit lateralwärts zwischen Quadratum und Depressor hervorragen würde, doch unmöglich sein, anzugeben, in welcher Weise die Rückbildung stattgefunden hat.

Die Rückbildung durch Verschluss der äussern Gehöröffnung ist sehr verbreitet. So haben die meisten Arten des Genus *Lygosoma* in der Familie der *Scincidae* eine gut entwickelte äussere Gehörhöhle, mit mehr oder weniger enger Gehöröffnung. Keine einzige Art hat ein oberflächliches Trommelfell, verschiedenen fehlt aber eine äussere Gehöröffnung. Auch hier findet also ein Verschluss dieser Oeffnung statt; an Rückbildung durch Auftreten einer Beschuppung des Trommelfells kann nicht gedacht werden, weil das Trommelfell, wo es auftritt, bei diesem Genus stets eine tiefe Lage hat. Dies hat, wie aus den Angaben in BOULENGER's Catalog ersichtlich ist, Geltung für alle Scinciden, bei denen ein Trommelfell angeblich fehlt, thatsächlich aber nur von aussen nicht sichtbar ist, während verschiedene Arten hierin, wie ich das von *Anguis* angegeben habe, individuell verschieden sind. Keine äussere Gehöröffnung und kein oberflächliches Trommelfell haben von den *Scincidae* die Genera *Melanoseps* und *Typhlacontias* und ein oder mehrere Arten der Genera *Brachymeles*, *Scincus*, *Scelotes*, *Acontias*, *Lygosoma* und *Ablepharus*.

Es ist nun bei sehr vielen Lacertiliern, bei denen ein Trommelfell fehlt, möglich, durch den Vergleich mit nahe verwandten Arten mit ziemlicher Gewissheit anzugeben, in welcher Weise die Rückbildung stattgefunden hat.

Ich gebe darum hier eine Uebersicht über das Auftreten einer äussern Gehörhöhle und das Fehlen des Trommelfells bei den Lacertiliern, wobei ich BOULENGER folge, dessen Angaben, so weit ich sie controlirt habe, sich immer als zuverlässig erwiesen haben.

- I. Die *Geckonidae* haben alle ein tiefliegendes Trommelfell mit einer runden oder spaltförmigen äussern Gehöröffnung. Die Anpassung des Zungenbeinbogens, dessen dorsaler Abschnitt bekanntlich verbreitert ist, an die Gehörhöhle beweist wohl, dass letztere bei den Geckoniden eine alte Bildung ist; dafür spricht auch das Auftreten eines besondern Bandes vom hintern Rande des Trommelfells zum

Unterkiefer wie auch die beträchtliche Gleichförmigkeit, welche diese Höhle bei den 6 von mir untersuchten Genera der Geckoniden zeigte. Weitere Untersuchungen erheischt *Teratolepis fasciatus*, von welchem BOULENGER ¹⁾ p. 5 sagt: „Tympanum completely concealed under the scales“ und p. 145: „Ear-opening concealed.“ Dies wäre danach der einzige bekannte Geckonide, bei dem eine äussere Gehöröffnung und auch ein Trommelfell fehlte. Hier könnte nur an Rückbildung der Oeffnung gedacht werden, weil *Teratolepis* unzweifelhaft, wie die andern Geckoniden, ein tief liegendes Trommelfell gehabt haben muss. Sehr klar sind die beiden Angaben von BOULENGER nicht; ich habe die Art aber nicht selbst untersuchen können und bin auf seine Angaben angewiesen.

- II. Die *Eublepharidae* haben alle eine äussere Gehörhöhle mit einer meist grossen Oeffnung.
- III. Die *Uroplattidae* haben eine sehr grosse äussere Gehörhöhle, mit sehr enger Oeffnung. Die Theilnahme des Zungenbeinbogens ist geringer als bei den Geckoniden (siehe im beschreibenden Theil).
- IV. *Pygopodidae*. Niemals ein oberflächliches Trommelfell, sondern eine mehr oder weniger grosse äussere Gehöröffnung, welche bei *Aprasia* fehlt, wohl in Folge von Verwachsung, wie bei *Anguis*.
- V. *Agamidae*. Bei 17 Genera liegt das meist ziemlich derbe Trommelfell oberflächlich. Vom Genus *Goniocephalus* hat eine Art, *G. belli*, ein beinahe vollständig beschupptes Trommelfell, und beim Genus *Draco* geht dies so weit, dass verschiedene Arten in dieser Weise ihr Trommelfell vollständig verlieren und dieses nicht mehr von der übrigen Haut unterscheidbar ist (§ 11). Bei den Genera *Otocryptis*, *Ptyctolaemus*, *Aphaniotes*, *Cophotis*, *Ceratophora*, *Phoxophrys*, *Lyriocephalus*, *Japalura*, *Phrynocephalus* und *Tympanocryptis* fehlt ein Trommelfell. Keine einzige Art dieser Familie hat eine äussere Gehörhöhle; darum glaube ich, dass bei allen Genera ohne Trommelfell die Rückbildung desselben auf demselben Wege stattgefunden haben wird wie bei *Goniocephalus* und *Draco*.
- VI. *Iguanidae*. Haben alle ein deutliches, oberflächlich liegendes oder eingesunkenes Trommelfell, oft auch mit einer äussern Gehörhöhle. *Holbrookia* hat nach BOULENGER kein Trommelfell mehr; hierüber kann ich aber nichts aussagen, und erst erneute Untersuchung kann hierüber Aufschluss geben. Bei *Phrynosoma mac-*

1) Catalogue of the Lizards in the British Museum Nat. Hist., V. 1, 1885.

calli ist das Trommelfell beschuppt, bei den andern *Phrynosoma*-Arten nur sehr derb.

- VII. Die *Xenosauridae* haben kein Trommelfell mehr; nach welchem der beiden Modi sie es verloren haben, kann ich nicht angeben.
- VIII. *Zonuridae*. Mit einer wenig tiefen äussern Gehörhöhle und weiter Oeffnung.
- IX. *Anguidae*. Alle Arten mit einer äussern Gehörhöhle. Rückbildung bei *Ophisaurus koellikeri*, *Ophiodes* und *Anguis* durch Verschluss der äussern Gehöröffnung.
- X. *Anniellidae*. Ohne Trommelfell und Gehöröffnung; auf welche Weise rückgebildet, kann ich nicht angeben.
- XI. *Helodermatidae*. *Heloderma* mit tiefliegendem Trommelfell und äusserer Gehörhöhle. Die Gattung *Lanthanotus*, von sehr zweifelhafter Verwandtschaft, hat kein Trommelfell.
- XII. *Varanidae* mit mehr oder weniger tief liegendem Trommelfell, aber nicht mit einer wahren äussern Gehörhöhle.
- XIII. *Xantusiidae* gleichfalls ohne Rückbildung des Trommelfells, das entweder oberflächlich oder etwas eingesunken zu liegen scheint.
- XIV. *Teiidae*. Mit mehr oder weniger oberflächlichem Trommelfell, oft mit einer äussern Gehörhöhle; *Scolecosaurus*, *Cophias*, *Ophiognomon* und *Heterodactylus* ohne Trommelfell. Eine Beschuppung des Trommelfells ist nicht nachgewiesen, für diese vier Genera ist dieser Weg der Rückbildung daher nicht ausgeschlossen, ebenso wenig aber der von *Anguis* beschriebene Weg.
- XV. *Amphisbaenidae*. Die Arten dieser Familie haben niemals ein Trommelfell mehr, und auch die Paukenhöhle fand ich bei *Amphisbaena* und *Trogonophis* so vollständig verschwunden, dass sie auch wohl bei den andern Genera dieser Familie fehlen wird. Die Umbildung der Extracolumella beweist, dass der Verlust des Trommelfells bei dieser Familie sehr alt ist. In welcher Weise das aber stattgefunden haben mag, wage ich nicht zu entscheiden; die Beziehungen der Extracolumella zur Haut sind so abweichend von dem, was man bei den übrigen Lacertiliern sieht, dass sie wohl secundär sein mögen. Der Unterschied im Bau der Ohrgegend gegenüber den übrigen Lacertiliern ist ferner so bedeutend, dass ich es nicht für möglich erachte, die Rückbildung mit dem, was *Anguis* oder

Draco uns zeigen, direct zu vergleichen und zwischen den beiden Modi der Rückbildung eine Wahl zu treffen.

- XVI. *Lacertidae*. Ein etwas eingesunkenes Trommelfell. Doch kommt es nur bei einigen Genera, wie *Scapteira* und *Aporosaura*, zu einer typischen äussern Gehörhöhle, die durch eine enge, scharf begrenzte Oeffnung ausmündet. Rückbildung des Trommelfells ist von keiner einzigen Art bekannt.
- XVII. *Gerrhosauridae*. Immer mit deutlichem Trommelfell. Bei *Gerrhosaurus* kommt es bei einigen Arten, *G. validus* und *G. typicus*, zur Bildung einer seichten äussern Gehörhöhle. Von den andern Arten kann ich nichts angeben.
- XVIII. *Scincidae*. Bei den Genera *Tropidophorus* und *Tribolonotus*, ferner bei *Lygosoma cummingi* und *pulchellum* liegt nach BOULENGER das Trommelfell sehr oberflächlich, kaum eingesunken. Bei allen andern *Scincidae* findet sich aber eine mehr oder weniger deutliche äussere Gehöröffnung und -höhle. Oft ist die Oeffnung sehr klein. Bei 31 Arten, die zu 9 Genera gehören (*Lygosoma* 10 Arten; *Ablepharus* 1 Art; *Brachymeles* 1 Art; *Scincus* 2 Arten; *Ophiomorus* 5 Arten; *Scelotes* 4 Arten; *Melanoseps* 1 Art; *Acontias* 6 Arten; *Typhlacontias* 1 Art) findet sich weder ein Trommelfell noch eine äussere Gehöröffnung. Von den Genera *Lygosoma*, *Ablepharus*, *Brachymeles*, *Scincus*, *Ophiomorus*, *Scelotes* und *Acontias* hat die Mehrzahl der Arten eine sehr gut ausgebildete äussere Gehörhöhle, welche durch eine meist enge Oeffnung, die oft sehr schwer aufzufinden ist, ausmündet. Bei diesen Genera findet also ein Verschluss der äussern Gehöröffnung statt. Auch für die Genera *Melanoseps* und *Typhlacontias*, die mit einigen der oben aufgeführten Genera sehr eng verwandt sind, wird dies wohl der Weg sein, auf welchem die Rückbildung des Trommelfells stattgefunden hat.
- XIX. *Anelytropidae*. Kein Trommelfell. Wie es verschwunden ist, blieb mir unbekannt.
- XX. *Dibamidae*, wie die vorhergehende Familie. Dem Genus *Ophiomoseps*, dessen Stellung im System zweifelhaft ist, fehlt gleichfalls ein Trommelfell.
- XXI. *Chamaeleontidae*. Diesen fehlt stets ein Trommelfell. Sein Verlust scheint auf Rechnung von directer Veränderung seiner Hautschicht geschoben werden zu müssen und nicht durch Verschluss der Gehöröffnung bedingt zu sein.

Hiermit beendige ich diese Uebersicht, an welcher bei genauerer Untersuchung wohl noch Vieles zu berichtigen sein wird.

Dass bei *Sphenodon punctatus* Rückbildung einer äussern Gehörhöhle und Verschluss einer Gehöröffnung stattgefunden hat, habe ich bei der Besprechung dieser Art im beschreibenden Theil ausführlich bewiesen. Darauf kann ich hier nicht zurückkommen.

Von den Thieren ohne Trommelfell ist bei den Anguiden und Scinciden sehr deutlich die grabende Lebensweise die Ursache der Rückbildung. Damit verliert der schalleitende Apparat mit dem Trommelfell sehr an Bedeutung. Blicke ferner die äussere Gehörhöhle bestehen, so würde sie leicht mit Erde gefüllt werden. Daraus erklärt es sich, dass die *Lygosoma*-Arten, die sich, wie z. B. schon aus der Rückbildung der Gliedmaassen ersichtlich ist, am vollständigsten zu grabenden Formen umgewandelt haben, auch die engste äussere Gehöröffnung oder gar keine mehr haben, während die Formen, die mehr auf der Erde leben, was wieder die gut entwickelten Gliedmaassen zeigen, auch eine weitere Gehöröffnung, bisweilen sogar ein ziemlich oberflächliches Trommelfell haben. Dies trifft auch für die *Scincidae* im Allgemeinen und für die *Anguidae* zu. Natürlich ist dieses Wechselverhältniss nicht so absolut, dass z. B. ein *Lygosoma* mit mehr reducirten Gliedmaassen nicht noch eine Gehöröffnung haben könnte, während sie bei einer andern Art schon fehlt, aber das Zusammengehen beider Rückbildungen ist doch sehr auffallend.

Alle typischen Grabformen unter den Lacertiliern haben im Uebrigen ihr Trommelfell verloren, so die *Anniellidae*, die *Amphisbaenidae*, die *Anelytropidae* und die *Dibamidae*. Was bei den Agamiden die Ursache der so allgemeinen Rückbildung ist, kann ich nicht entscheiden. Eine grabende Lebensweise kommt den meisten derselben nicht zu. Warum ferner z. B. die Chamaeleonten ihr Trommelfell verloren haben, ist mir auch vollständig unerklärlich.

§ 13. Ueber den dorsalen Theil des Zungenbeinbogens.

Bei den Geckoniden und Uroplatiden¹⁾ steigt der Zungenbeinbogen als ein vollständig hyalinknorplicher Stab hinter dem Trommelfell dorsalwärts bis zum lateralen Ende des Processus paroticus, welchem er aufsitzt. Dabei verbreitert sich sein dorsales Ende lateral-

1) COPE, Osteology of the Lacertilia, in: Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia, V. 30, 1892, p. 191, giebt dies auch für *Eublepharis* an, ein mit den Geckoniden sehr nahe verwandtes Genus.

wärts, so dass es auf dem Processus paroticus eine viereckige Knorpelplatte bildet (Fig. 6, 18), welche bisweilen im Centrum durchbohrt ist (*Gecko*, *Thecadactylus*). Der dorsale Rand der Platte ist mit dem dorsalen Rande der lateralen Lamelle des Quadratus durch eine starke, sehnige Membran, die mehr oder weniger vollständig verknorpelt ist, verbunden oder liegt dem Knochen direct an. Die Platte ist gegen den ventralwärts ziehenden Zungenbeinbogen zwar abgegliedert, gehört aber doch unzweifelhaft zu demselben (vergl. z. B. Fig. 18 von *Uroplates*). Die dorsale Endplatte liegt am dorso-caudalen Rande des Trommelfells und nimmt einen beträchtlichen Antheil an der Begrenzung der äussern Gehörhöhle. Der M. stylohyoideus entspringt entweder von ihr oder genau ventral von der Stelle, wo sie vom übrigen Zungenbeinbogen abgegliedert ist.

Bei *Uromastix*, einem zur Familie der Agamiden gehörigen Genus, sitzt auf dem lateralen Ende des Processus paroticus gleichfalls eine beträchtliche Knorpelplatte, die am dorsocaudalen Rande des Trommelfells in einer niedrigen, etwas über das Trommelfell vorspringenden Falte liegt. Von dieser Platte geht bei *Uromastix spinipes* ein Band horizontal nach hinten, das sich an dem nach vorn etwas umgebogenen dorsalen Ende des ersten Zungenbeinhorns inserirt. Von diesem Bande entspringt der M. stylohyoideus (Fig. 23). Bei *Uromastix acanthinurus* war das Band undeutlicher, und der M. stylohyoideus ging von der Knorpelplatte auf dem Processus paroticus ventral. Aus dem Vergleich dieses Zustandes bei *Uromastix* mit dem oben von den Geckoniden beschriebenen geht wohl unumstösslich hervor, dass die Platte bei *Uromastix* der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens der Geckoniden homolog und demnach ein dorsaler Rest des Zungenbeinbogens ist. (Vergleiche das im beschreibenden Theil über *Uromastix* Gesagte.) Die Platte ist klein, ihre stärkere Entwicklung bei den Geckoniden muss auf Rechnung der äussern Gehörhöhle gesetzt werden, die ja bekanntlich bei *Uromastix* fehlt. Bei keinem andern Agamiden fand ich ein Band vom dorsalen Ende des ersten Zungenbeinhorns zum Schädel, wohl fand ich aber immer einen deutlichen Knorpelanhang am Processus paroticus; zur Bildung einer abstehenden Knorpelplatte kommt es niemals, doch ist die Knorpelpartie ebenso selbständig wie die bei *Uromastix*, und aus der Lage geht hervor, dass sie derselben entspricht. Dieser Befund lehrt uns also, dass bei den Agamiden bei der Trennung des Zungenbeinbogens vom Schädel ein dorsaler Abschnitt desselben am Processus paroticus hängen bleibt.

Bei *Calotes* (Fig. 29), *Amphibolurus* und *Draco* setzt der Knorpel sich auf der vordern ventralen Fläche des Processus paroticus medialwärts fort und bildet einen Fortsatz, von welchem erstens die Sehne der Extracolumella (M. stapedius) und zweitens ein Bändchen zum innern Ende der Extracolumella abgeht. Ein diesem Fortsatz entsprechendes Knorpelstückchen, das aber von dem dem lateralen Ende des Processus paroticus aufsitzenden Knorpel deutlich abgegrenzt war, fand ich bei *Uromastix* und *Agama*, wo es die gleichen Beziehungen zur Columella auris mittels der Sehne und des Bändchens zeigte. Ich glaube auch diese mediale Fortsetzung des Knorpels als zum Zungenbeinbogen gehörig betrachten zu müssen. Dem Processus paroticus gegenüber ist er so selbständig, dass ich ihn nicht als einen unverknöcherten Theil desselben betrachten kann.

Ein solches Knorpelstückchen (am Ursprung der Sehne) fand ich auch noch bei verschiedenen andern Lacertiliern. Bei *Polychrus*, *Zonurus* und *Phrynosoma* ist es ein freies, abgerundetes Knorpelstückchen wie bei *Uromastix*. Bei *Iguana*, *Heloderma*, *Varanus*, *Gerrhosaurus*, *Tupinambis* und *Trachysaurus* aber geht der Knorpel lateralwärts über in ein mehr oder weniger grosses Knorpelstück auf dem Processus paroticus, das von dem Knorpelüberzug der übrigen freien Fläche des Processus paroticus getrennt ist¹⁾. Dieser Knorpel muss ebenso gut wie bei den Agamiden als ein Derivat des Zungenbeinbogens betrachtet werden.

Bei *Lacerta* geht, wie bei *Uromastix*, ein Bändchen vom dorsalen Ende des ersten Zungenbeinbogens zu einem Knorpelstückchen am Schädel; letzteres liegt aber dem dorsalen, hintern Ende des lateralen Endes des Quadratum auf, nicht der lateralen, freien Fläche des Processus paroticus. Die Sehne der Extracolumella entspringt von einem Knorpel, der sehr wahrscheinlich continuirlich in das Knorpelstückchen auf dem Quadratum übergeht, doch konnte ich dies nicht sicher ermitteln. Jeden Falls müssen diese beiden Knorpelstückchen von *Lacerta* wohl als Homologa des Knorpelstücks von *Uromastix* und als zum Zungenbeinbogen gehörig betrachtet werden.

Bei *Ophisaurus*, *Anguis*, *Mabuia* und *Lygosoma* entspringt die Sehne der Extracolumella direct vom Processus paroticus und fehlt

1) Bei dem Exemplar von *Iguana tuberculata*, von welchem ich dies auf Fig. 36 abgebildet habe, war der Knorpel viel kleiner und der Ueberzug des Processus paroticus dicker als bei einem zweiten von mir darauf untersuchten Exemplar.

der Knorpel, von welchem sie bei den übrigen Lacertiliern abgeht. Auch fehlt bei diesen vier Genera der dorsale Rest des Zungenbeinbogens auf dem Processus paroticus. Dies muss der Rückbildung des functionslosen Knorpels zugeschrieben werden.

Aus dem oben Gesagten geht aber hervor, dass sich bei den Lacertiliern ursprünglich der Zungenbeinbogen an den Processus paroticus geheftet hat und dass bei seiner Verschiebung caudalwärts, die bei den meisten Lacertiliern stattgefunden hat, ein kleiner Theil am Schädel hängen geblieben ist, und ferner, dass ursprünglich der M. stapedius von einem Knorpelstückchen entsprang, das wahrscheinlich ein Derivat des Zungenbeinbogens ist.

Bei *Sphenodon* zieht bekanntlich¹⁾, wenigstens bei vielen Individuen, der Zungenbeinbogen bis zum Processus paroticus hinauf; die Sehne der Extracolumella entspringt aber direct von letzterm Knochen, und die mediale Ausdehnung des Zungenbeinbogens fehlt, beides wie bei *Ophisaurus* etc. Der Knorpel auf dem Processus paroticus muss denn auch bei *Sphenodon* als zum Zungenbeinbogen gehörig betrachtet werden²⁾.

Neben diesen Knorpelstücken kommt vielen Lacertiliern noch ein oft sehr grosses, hyalinknorpeliges Stück zu, das dem lateralen Rande des Quadratum dorsal aufsitzt. Bei *Calotes* und *Agama* (Fig. 29) tritt es neben dem Knorpel auf dem Processus paroticus auf und ist also von diesem bestimmt zu trennen. Bei diesen Arten ist der Knorpel nicht sehr gross, und eine Function kann ich ihm nicht zuschreiben. Ganz anders ist dies aber bei den von mir untersuchten Anguiden (*Anguis*, *Ophisaurus*) und Scinciden (*Mabuia*, *Lygosoma*, *Trachysaurus*), bei welchen er erstens sehr gross ist und zweitens das tief liegende Trommelfell überdeckt, also einen sehr wichtigen Antheil an der Bildung der äussern Gehörhöhle hat (Fig. 52, 65, vergl. weiter den beschreibenden Theil). Er hält die äussere Gehörhöhle offen und hat in dieser Hinsicht die gleiche Function wie das dorsale Ende des Zungenbeinbogens und das Quadratum bei den Geckoniden. Gegen das Quadratum ist er meist scharf abgegrenzt und von demselben leicht trennbar. Bei *Mabuia* und *Lygosoma* aber wird diese Grenze sehr undeutlich, wobei auch eine vollständige Verkalkung dies noch

1) Siehe den beschreibenden Theil.

2) HUXLEY, in: Proc. zool. Soc. London, 1869, thut dies schon; ebenso GAKUTARO OSAWA, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 51, 1898, p. 493 und 520.

undeutlicher machen kann. Doch scheint es mir nicht wahrscheinlich, dass der bei *Trachysaurus*, *Ophisaurus*, *Agama* etc. so selbständige Knorpel ein nicht verknöchernder Theil des Quadratum sei, der sich im Dienste der äussern Gehörhöhle entwickelt hat; denn er ist schon bei *Calotes* deutlich, wo das Trommelfell oberflächlich liegt. Beziehungen zum Zungenbeinbogen fand ich aber niemals, so dass ich ihn nicht als demselben entstammend betrachten kann, wenn auch eine solche Herkunft damit nicht als ausgeschlossen betrachtet werden darf.

An Stelle des hyalinen Knorpelstücks kommt, z. B. bei *Tupinambis*, Faserknorpel vor, oder dieser füllt einen Einschnitt in der lateralen Lamelle des Quadratum (*Uromastix*, Fig. 24); mit ihm ist aber der deutlich hyaline Knorpel nicht zu verwechseln.

G. RUGE¹⁾ hat gezeigt, dass das Knorpelskelet des äussern Gehörganges bei den Monotremen ein Derivat des Hyoidbogens ist. Bei *Echidna* ist der Zusammenhang mit dem Zungenbeinbogen besonders deutlich. Die Aehnlichkeit dieses Zustandes mit dem bei Geckoniden, wo sich ja gleichfalls der Zungenbeinbogen zur Bildung einer äussern Ohrsphäre über das Trommelfell wölbt, ist nicht zu verkennen. Natürlich hat die Entstehung bei beiden Formen unabhängig von der andern stattgefunden; auch ist die Anpassung bei den Monotremen viel weiter vorgeschritten und formal stark verschieden von der bei den Geckoniden. Dass aber solche parallele Anpassung des Zungenbeinbogens an eine ihm doch ursprünglich ganz fremde Function möglich war, setzt doch eine beträchtliche Uebereinstimmung im Bau dieser Gegend voraus, namentlich muss die Lage des Trommelfells gegenüber dem Zungenbeinbogen die gleiche sein. Und da kein Grund vorliegt, die Stelle, wo der Zungenbeinbogen sich an den Schädel heftet, bei den Monotremen (und allen andern Mammaliern) und den Geckoniden (und ursprünglich allen übrigen Lacertiliern) nicht als homolog zu betrachten, so folgt daraus, dass auch die Lage des Trommelfells eine entsprechende ist, dass also, mit andern Worten, dem Kopfskelet gegenüber das Trommelfell bei beiden Formen gleich tief gelagert ist. Wenn also bei den Säugethieren das Quadratum und das Articulare in die Kette der Gehörknöchelchen aufgenommen sein sollten, so hat dies nicht zu einer erheblich verschiedenen Lage des Trommelfells geführt.

1) Das Korpelskelet des äussern Ohres der Monotremen ein Derivat des Hyoidbogens, in: Morph. Jahrb., V. 15, 1897, p. 202.

§ 14. Betrachtungen über die Homologie der Gehörknöchelchen der Sauropsiden und der Säugethiere.

Da meine Untersuchungen verschiedene der in der Controverse über diese Frage verwendeten Argumente berühren und ich über einige derselben zu einem bestimmten Resultat gelangt zu sein glaube, so will ich auf die Bedeutung derselben für die Frage nach der Homologie der Gehörknöchelchen noch etwas näher eingehen.

Hierzu ist es nöthig, einige Bemerkungen über den Aufbau und die Entwicklung der Gehörknöchelchen bei den Säugern vorauszuschicken, wobei ich mich namentlich der von DREYFUSS¹⁾ gegebenen Darstellung bediene.

Die Kette der Gehörknöchelchen besteht bei den Säugern aus zwei Abschnitten:

1) dem Stapes, der sehr wahrscheinlich ein abgetrenntes Stück des Hyoidbogens ist und jeden Falls unabhängig vom lateralen Abschnitt der Kette entsteht. Er stellt nicht den dorsalen Theil des Visceralbogens vor, von welchem der MECKEL'sche Knorpel den ventralen Abschnitt bildet. ALBRECHT²⁾, DOLLO³⁾ und G. BAUR⁴⁾ sind zwar dieser Meinung, aber der Vergleich der Sauropsiden mit den Selachiern beweist die Unrichtigkeit dieser Behauptung.

2) Hammer und Ambos (das Os lenticulare ist ein Theil des letztern, und nicht als viertes Gehörknöchelchen zu betrachten) entstehen im engsten Zusammenhang sowohl mit einander als mit dem MECKEL'schen Knorpel und zwar als directe caudale Fortsetzung desselben. Darum sind sie, nach der Meinung beinahe aller Untersucher, als dorsale Theile des Kieferbogens zu betrachten. Sie wären dann dem Quadratum und Articulare der Sauropsiden homolog, von welchen beiden Knochen es bis jetzt noch nicht gelungen ist an anderer Stelle als in der Kette der Gehörknöchelchen die Homologa aufzufinden.

Diese Untersucher hielten die Columella auris der Sauropsiden für ungegliedert. Weiter sollte *Sphenodon* beweisen, dass der Zungenbeinbogen vom lateralen Ende der Columella ventralwärts ziehe, wie dies beim Stapes der Säugethiere auch der Fall sei, womit dann die

1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohrs, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 2, Heft 3, 1893, p. 607.

2) Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire du cartilage de MECKEL et des osselets de l'ouïe etc., Bruxelles 1883.

3) On the malleus of the Lacertilia and the malar and quadrate bones of Mammalia, in: Quart. J. micr. Sc., V. 23, 1883, p. 579.

4) Ueber das Quadratum der Säugethiere, 1886.

Homologie des Stapes mit der ganzen Columella auris der Sauropsiden unzweifelhaft bewiesen wäre. Wäre dies richtig, dann wären bei letztern Thieren die zwei distalen Gehörknöchelchen der Säugethiere als Gehörknöchelchen nicht vorhanden, sie wären ja Quadratum und Articulare. Damit stimmte dann das Fehlen des Quadratus und Articulares bei den Säugethiern, die dort Ambos resp. Hammer wären. Nun hat sich aber erstens erwiesen, dass der Zustand bei *Sphenodon* unbedingt als secundär betrachtet werden muss, und zweitens, dass die Columella auris der Sauropsiden aus zwei Stücken besteht, von denen das laterale, die Extracolumella, eine sehr alte, bei Crocodilier-Embryonen sehr entwickelte Verbindung mit dem hintern Theil des MECKEL'schen Knorpels zeigt. Das mediale Stück aber, der Stapes, geht bei den Embryonen von Lacertiliern und Vögeln mit seinem lateralen Ende in den Zungenbeinbogen über, entspricht darin dem Stapes der Säugethiere und ist diesem also homolog. Ueber diesen letztern, noch nicht genügend untersuchten Punkt bitte ich den § 5 nachzusehen.

HUXLEY¹⁾ hat die Hypothese aufgestellt, dass der Ambos das Homologon des „Suprastapediale“ der Crocodilier, eines Fortsatzes der Extracolumella, sei. Daraus würde dann folgen, dass der Ambos bei den Säugethiern einen ganz andern Ursprung als den Hammer hat. Diese Auffassung wurde zwar anfänglich durch die Untersuchungen von FRASER²⁾ und PARKER³⁾ bestätigt, doch haben die Schlüsse, zu denen diese beiden Untersucher damals kamen, sich jetzt endgültig als falsch erwiesen. HUXLEY gründete die Homologie nur auf die Gleichheit der Lage, wirkliche Argumente führte er aber nicht an.

Viel logischer und zwangloser ist mit dem bisher Bekannten die REICHERT'sche Auffassung in Einklang zu bringen, die jetzt wohl die am allgemeinsten angenommene ist. Danach ist der Stapes der Säugethiere der ganzen Columella auris der Sauropsiden homolog, während Hammer und Ambos dem dorsalen Theil des Kieferbogens der Sauropsiden entsprechen, d. h. dem Articulare und dem Quadratum.

Daneben steht die, in den letzten Jahren von PETERS, BAUR und GADOW vertretene Auffassung, dass die Columella auris der Sauropsiden der ganzen Kette der Gehörknöchelchen der Säugethiere homolog

1) in: Proc. zool. Soc. London, 1869, p. 403.

2) On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 173, 1882.

3) On the structure and development of the skull in the pig, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1874.

ist. Diese hat GADOW dahin formulirt, dass Hammer und Ambos nicht als Abkömmlinge des dorsalen Theils des Kieferbogens betrachtet werden können. Die Verbindung der Extracolumella mit dem MECKEL'schen Knorpel bei den Sauropsiden (Crocodiliern, Lacertiliern) entspreche der des Hammers mit dem MECKEL'schen Knorpel bei den Säugethieren; der Stapes sei homolog dem Stapes, die Extracolumella dem Hammer und Ambos. (Die Homologa des Quadratum und Articulares müssten dann bei den Säugethieren an einer andern Stelle gesucht werden.)

Es bleiben dann drei Fragen zu beantworten, nämlich:

1) Können Hammer und Ambos, die ja zwei gelenkig verbundene Knöchelchen darstellen, deshalb der knorpeligen Extracolumella nicht homolog sein, oder dennoch?

2) Kann die Verbindung mit dem MECKEL'schen Knorpel bei beiden Thiergruppen als homolog betrachtet werden?

3) Ist es bewiesen, dass die Homologa des Quadratum und des Articulares bei den Säugethieren nicht an einer andern Stelle als innerhalb der Paukenhöhle liegen? Gelingt es nicht, sie an einer andern Stelle nachzuweisen?

Die erste Frage muss meines Erachtens zustimmend beantwortet werden. Eine Differenzirung der Extracolumella in zwei Stücke, die dann jedes für sich verknöchern, gehört nicht zu den Unmöglichkeiten. Verknöcherung der Extracolumella wird durch PARKER ¹⁾ von *Podargus*, einem Vogel, durch COPE ²⁾ von *Xenopeltis unicolor*, einer Schlange, angegeben. Dass der Ambos medial von der Verbindung der Gehörknöchelchen mit dem MECKEL'schen Knorpel liegt, während die Extracolumella beinahe vollständig lateral von der bei den Sauropsiden auftretenden Verbindung mit dem Unterkiefer lagert, scheint mir auch kein entscheidender Unterschied zu sein. Man darf annehmen, dass der Ambos sich als Verlängerung der Extracolumella medialwärts von der Abgangsstelle des Processus internus entwickelt habe; eine solche Verlängerung kommt *Heloderma* zu (Fig. 54), kann also nicht als unwahrscheinlich betrachtet werden.

Auch die zweite Frage darf nicht ohne weiteres verneinend beantwortet werden. GADOW, PETERS und BAUR betrachten die Verbindung als homolog (§ 5). Nach PARKER's Abbildungen zu schliessen,

1) On the structure and development of the birds' skull, in: Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, V. 1, Zool., 1876.

2) On the homologies of some of the cranial bones of Reptilia and on the systematic arrangement of the class, in Proc. Amer. Assoc. Sc. Philadelphia, V. 19, 1871.

ist der knorpelige Verbindungsstrang bei den Crocodiliern so dick wie der MECKEL'sche Knorpel im Unterkiefer und giebt die Verbindung in dieser Hinsicht der bei den Säugethieren auftretenden nichts nach ¹⁾. Auch macht derselbe bei den Crocodiliern wie bei den Säugethieren den Eindruck, als sei er eine directe dorsocaudale Verlängerung des MECKEL'schen Knorpels, ein epimandibularer Theil desselben. Allerdings wird hiermit die Homologie desselben mit dem Processus Meckeli der Säuger nicht unumstösslich bewiesen, die Uebereinstimmung ist aber doch eine sehr auffallende.

Nun kann man zwar in dieser Verbindung der Extracolumella mit dem Articulare und dem Quadratum der Sauropsiden auch ein Moment für die Aufnahme der beiden letztern Knochen in die Kette der Gehörknöchelchen der Säugethiere sehen; dann entspräche die Quadratum-Extracolumella-Verbindung der Lacertilier der Stapes-Incus-Verbindung der Säugethiere. KILLIAN ²⁾ betrachtet diese Verbindungen als homolog, bringt aber ebenso wenig Beweise dafür bei, wie ich dafür aufzufinden vermag.

Ueber die dritte Frage ist Folgendes zu bemerken: Den Gegnern der REICHERT'schen Hypothese ist es noch nicht gelungen, bei den Säugethieren das Auftreten des Quadratoms an einer andern Stelle zu beweisen. Doch bestehen darüber zwei, beide schon sehr alte Hypothesen, welche ich noch nicht als widerlegt betrachten kann und die beide noch ihre Vertheidiger finden. PETERS ³⁾ und GADOW ⁴⁾ sehen nämlich im Annulus tympanicus der Säugethiere das Homologon des Quadratoms. Die von PETERS hierfür angeführten Beweise sind niemals direct widerlegt worden. Man meinte auf die Widerlegung verzichten zu können, weil die Deckknochennatur des Annulus festgestellt war; denn damit war ein solcher Unterschied zwischen den beiden Knochen nachgewiesen, dass von einer Homologie nicht mehr die Rede sein konnte. GAUPP ⁵⁾ meint

1) Structure and development of the skull in the Crocodilia, in: Trans. zool. Soc. London, V. 11, part 9, tab. 68, fig. X, XII, XIII.

2) Ohrmuskeln des Crocodils, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890, p. 647.

3) Ueber die Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer bei den Beutelhieren und: Ueber das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabelthiere, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1867.

4) On the modification of the first and second viscer. arches etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179, 1888, p. 481.

5) Beiträge zur Morphologie des Schädels, III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbelthier-Schädel, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 4, Heft 1.

auf vergleichend-anatomischem Wege klargelegt zu haben, dass wahrscheinlich der Annulus tympanicus homolog seinem Paraquadratum sei. Nun ist das Vorkommen von Knorpel in der ersten Anlage des Annulus tympanicus in der That nicht festgestellt; er tritt auch bei vielen Säugethieren, die darauf untersucht worden sind, nicht auf. Doch ist von Monotremen nichts darüber bekannt, auch PETERS lässt sich darüber nicht aus, und hin und wieder wird doch das Auftreten von Knorpel bei der Anlage des Annulus tympanicus angegeben, so von RATHKE ¹⁾ beim Schaf, von PARKER ²⁾ bei *Tatusia* und von FLOWER ³⁾ für verschiedene andere Säugethiere. Diese Angaben kann ich nicht als so unzuverlässig betrachten, wie GAUPP ⁴⁾ dies thut. Ein doppelter Ursprung des Annulus tympanicus, erstens aus einem knorplig angelegten Theil, der dem Quadratum entspricht, und zweitens aus einem diesem lateralwärts aufliegenden Deckknochen, der wohl dem Paraquadratum entspricht, ist keineswegs unmöglich. Nähere Untersuchungen, vor allem an Monotremen, Marsupialiern und Insectivoren, sind abzuwarten, ehe man das Auftreten von Knorpel bei der Anlage des Annulus tympanicus verneinen darf. Bei vielen Säugethieren wäre dann dieser knorplige Theil, also das Quadratum, vollständig rückgebildet und das Tympanicum nur dem Paraquadratum homolog. Die Bulla tympani der Carnivoren besteht ja aus zwei Abschnitten, von denen der laterale als Deckknochen, der mediale knorplig entsteht. FLOWER ⁵⁾ hält es für wahrscheinlich, dass hier der Knorpel ein Abkömmling des Schädels sei, doch scheint mir diese Auffassung nicht begründet und ist möglicher Weise der doppelte Ursprung des Tympanicums dieser Thiere dem von PARKER für *Tatusia* angegebenen vergleichbar. Ich glaube denn auch, dass der Vergleich des Quadratoms wenigstens mit einem Theil des Annulus tympanicus bis jetzt noch nicht als falsch verworfen werden darf.

1) Ueber den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere, 1832, p. 123.

2) On the structure and development of the skull in the Mammalia II. Edentata, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 176, 1886, p. 30.

3) Osteology of Mammalia, 1870, p. 110.

4) Schläfengegend am knöchernen Wirbelthierschädel, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 4, 1894, p. 91.

5) On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the order Carnivora, etc., in: Proc. zool. Soc. London, 1869, p. 4—37.

ALBRECHT¹⁾, E. D. COPE²⁾ und BAUR³⁾ schlossen sich in den letzten Jahren einer andern, sehr alten Hypothese über die Homologie des Quadratus an, nämlich dass dasselbe dem Processus zygomaticus der Säugethiere entspreche, und BAUR und COPE glauben in der Paläontologie eine Stütze für diese Auffassung zu finden. Obwohl ich mich dieser Hypothese nicht bestimmt anschliessen will, scheint mir doch ebenso wenig wie für die vorhergehende Auffassung der Beweis ihrer Unrichtigkeit geliefert zu sein. Beide Hypothesen haben jeden Falls das für sich, dass sie nicht solche ausgedehnte Umwandlungen voraussetzen, wie die REICHERT'sche Auffassung sie fordert.

Ich glaube also, dass entscheidende Gründe gegen die Homologie der Columella auris der Sauropsiden mit der ganzen Kette der Gehörknöchelchen der Mammalier noch nicht beigebracht sind. Neuerdings hat man in der Zugehörigkeit des Tensor tympani der Säugethiere zum Trigeminus-Gebiet eine Verstärkung der Ansicht gesehen, dass der Hammer zum Kieferbogen, das ist ja der Bogen des Trigeminus, gehöre. Ich kann dem Muskel in dieser Richtung keine Beweiskraft zuerkennen. Denn ebenso gut, wie derselbe sich bei der Aufnahme des dorsalen Theiles des Kieferbogens in die Kette der Gehörknöchelchen ausgebildet haben kann, kann er auch ganz unabhängig von einem solchen Vorgang und ohne dass ein solcher überhaupt stattgefunden hat, entstanden sein. Dabei hätte er dann eine Insertion an einem Schädeltheil gewonnen, der dem 2. Visceralbogen angehörte. Von einem solchen Uebergreifen der Musculatur eines Nervengebiets auf Skelettheile, die zu einem andern Nervengebiet gehören, liegt uns ein schönes Beispiel vor im M. mylohyoideus und in dem von RUGE⁴⁾ als C₂ v. d. m. bezeichneten Muskel (Mylohyoideus posterior einiger älterer Autoren), welche ja Theile des Facialis-Gebiets sind, die vom Kieferbogen entspringen. Daher scheint mir eine Verschiebung in entgegengesetztem Sinne für die Muskelfasern des Trigeminus-Gebiets,

1) Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de MECKEL et des osselets de l'ouïe, avec essai de prouver que l'écaïlle du temporal des Mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un Quadratus, 1883, u. a. a. O.

2) The relations between the Theromorphous Reptiles and the Monotreme Mammalia, in: Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc., V. 33, 1884.

3) Ueber das Quadratum der Säugethiere, in: Biol. Ctrbl., V. 6, 1887, und Ueber die Abstammung der Amnioten Wirbelthiere, ibid. V. 7, 1887, p. 489.

4) Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, 1896.

die sich zum Tensor tympani entwickelt haben, so leicht möglich, dass meines Erachtens durch diesen Muskel nichts über die Zugehörigkeit des Hammers zu irgend welchem Visceralbogen bewiesen wird.

Fassen wir das Vorhergehende zusammen, so kommen wir zu dem Schluss, dass bei allen Amnioten ein knöcherner, ursprünglich von einer Arterie durchsetzter Stapes vorhanden war, von dessen lateralem Ende auf einem frühen embryonalen Stadium der Zungenbeinbogen ventralwärts zog. Lateralwärts davon liegt ein zweiter Abschnitt des schalleitenden Apparats, die Extracolumella der Sauropsiden, die bei den Säugethieren in Hammer und Ambos gesondert ist und bei allen Amnioten einmal in Verbindung mit dem MECKEL'schen Knorpel gestanden hat, welche Verbindung jetzt nur noch embryonal bei Säugethieren und Crocodiliern (und vielleicht bei den Vögeln) in vollständiger Ausdehnung aufgefunden wird. Sollte es durch spätere Untersuchungen bestätigt werden, dass bei den Sauropsiden das intracolumellare Stapes-Extracolumella-Gelenk, wie dies vom Stapes-Incus-Gelenk der Säugethiere bekannt ist, lateralwärts von der embryonalen Verbindung der Columella auris mit dem Zungenbeinbogen liegt, dann scheint mir die Homologie der Gehörknöchelchen in der ganzen Reihe der Amnioten bewiesen. Ich muss aber zugeben, dass eben dieser Punkt noch nicht feststeht.

KILLIAN¹⁾ bekämpft die Auffassung, nach welcher der Stapes ein Abkömmling des Zungenbeinbogens ist. Nach den Untersuchungen von PARKER²⁾ und FRANCIS VILLY³⁾, die er bestätigen kann, entwickelt sich die Columella auris bei den Anuren erst während der Metamorphose, zur Zeit da der Schwanz sich zurückbildet, während der Zungenbeinbogen schon sehr früh auftritt. In diesem ungleichzeitigen Auftreten sieht er einen genügenden Grund dafür, sie nicht als zu demselben Visceralbogen gehörig zu betrachten. Danach müsste er auch die gleichzeitige Entwicklung des Stapes und Zungenbeinbogens bei den Amnioten als secundär auffassen. Ich betrachte diese aber als primär; denn warum sollte bei diesen Thieren das erste Auftreten des Stapes verfrüht sein? Bei den Anuren finde ich eben in den be-

1) Die Ohrmuskeln des Crocodiles, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890, p. 651.

2) On the structure and development of the skull in the common frog, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1871.

3) The development of the ear and accessory organs in the common frog, in: Quart. J. microsc. Sc., 1890.

sondern Lebensbedingungen der Larve einen genügenden Grund für eine solche zeitliche Verschiebung im umgekehrten Sinne. Und wenn KILLIAN sagt (p. 651): „Die Zeit, um die es sich hier in der Ontogenese handelt, bedeutet in der Phylogenese grosse Zeiträume“, so kann dieses Argument, wenn man die Amnioten ins Auge fasst, ebenso gut gegen die KILLIAN'sche Auffassung verwendet werden. Ich kann mich daher seiner Meinung nicht anschliessen.

DOLLO¹⁾ stellt folgende Homologie für die Columella auris und die Gehörknöchelchen der Säugethiere auf:

a) Der Insertionstheil der Extracolumella ist gleich dem Hammer der Säugethiere.

b) Der Stiel der Extracolumella zusammen mit dem Stapes sind gleich Incus und Os lenticulare und Stapes der Säugethiere.

Dass die von ihm beschriebene Verbindung des Insertionstheils der Extracolumella mit dem Unterkiefer nicht besteht, wenigstens nicht so, wie er es angiebt, und dass auch sonst keine directe Verbindung des Insertionstheils mittels eines epimandibularen Abschnittes des MECKEL'schen Knorpels mit dem Unterkiefer auftritt, habe ich in § 5 schon erörtert.

Bei diesem Vergleich trennt DOLLO also die Extracolumella in zwei Theile, welchen er einen ganz verschiedenen Wert beilegt. Er sagt nämlich p. 585: „It [d. i. der Insertionstheil der Extracolumella, DOLLO's Malleus] is united to the remainder of the interfenestral chain [d. i. der Stapes] by means of a cartilage [der Stiel der Extracolumella, den er also nicht zum Malleus rechnet] attached to it in the region of the cervix.“ Von solcher Trennung der Extracolumella in zwei Abschnitte kann aber keine Rede sein, da nicht einmal eine Grenze zwischen ihnen besteht. Wie aus dem oben schon mehrmals Gesagten hervorgeht, glaube ich die Extracolumella immer nur als Ganzes dem Hammer und Ambos zusammen vergleichen zu müssen. Es giebt also nur zwei Möglichkeiten. Erstens kann man sie mit dem Malleus vergleichen; thut man dies, so enthält sie auch den Incus; man kann sie daher nicht Malleus nennen.

Folgt man dagegen der REICHERT'schen Hypothese, so ist sie weder dem Malleus noch dem Incus homolog.

Die vergleichende Anatomie beweist, dass das Quadratum und

1) On the malleus of the Lacertilia, etc., in: Quart. J. micr. Sc., V. 23, 1883, p. 579.

nicht der Knorpelstrang, der bei Embryonen der Crocodilier und anderer Sauropsiden den MECKEL'schen Knorpel mit der Extracolumella verbindet, als der dorsale Theil des Kieferbogens betrachtet werden muss, dass also die Extracolumella nicht zum Kieferbogen gehört. Ebenso wenig kann ich dies auch für Hammer und Ambos der Säugethiere zugeben. Mit GADOW betrachte ich demgemäss die Verbindung der Gehörknöchelchen mit dem Unterkiefer bei allen Amnioten als secundär. Diese Verbindung ist bei den Säugethiern nicht so viel vollkommner als bei den Crocodiliern, dass sie deshalb bei den Säugethiern im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Crocodiliern als Beweis für die Herkunft des Hammers und Ambos vom MECKEL'schen Knorpel betrachtet werden könnte. Die Extracolumella ist nach der Abgliederung des Stapes vom Zungenbeinbogen, bei der Bildung des Trommelfells, als ein lateraler Auswuchs eben dieses Stapes entstanden. Sie und ebenso der Hammer und Ambos müssen als Theile des Zungenbeinbogens betrachtet werden. Ein Theil des Materials, aus dem sich deren Verbindung mit dem Unterkiefer aufbaut, mag aber wohl dem MECKEL'schen Knorpel entlehnt sein, und wenn dies bei den Säugethiern in sehr hohem Maasse stattfindet, so ist hierin ein Grund für die Erhaltung und weitere Ausbildung des Zusammenhanges des Hammers mit dem MECKEL'schen Knorpel bei diesen Thieren gegeben.

Ich glaube in diesem Paragraphen Folgendes gezeigt zu haben: Die Homologie der Gehörknöchelchen der Amnioten kann noch nicht als genügend begründet betrachtet werden.

Was wir während der letzten Jahre von den Sauropsiden erfahren haben, modificirt die REICHERT'sche und HUXLEY'sche Auffassung von der Columella auris dieser Thiere nicht unwesentlich. Diese Bereicherung unseres Wissens lässt die dieser Abtheilung der Vertebraten entnommenen Beweise für die REICHERT'sche Hypothese als nicht stichhaltig mehr erscheinen. Wir kommen also zu dem Schluss, dass die GADOW'sche Deutung der Homologie der Gehörknöchelchen mindestens ebenso gut wie die REICHERT'sche die jetzt bekannten Thatsachen mit einander in Einklang bringt.

Die vorliegende Untersuchung ist im Zootomischen Institut der Universität zu Amsterdam ausgeführt worden. Ich ergreife hier die Gelegenheit, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. MAX WEBER, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für das Interesse, das er stets meiner Arbeit bewiesen hat, und für die vielfache Unterstützung mit Material und Literatur, die er mir bereitwilligst hat zu Theil werden lassen.

Herrn Prof. SPENGEL bin ich für die Ueberlassung eines Exemplares des seltenen *Uroplates fimbriatus* zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- ALBRECHT, P., Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire du cartilage de MECKEL et des osselets de l'ouïe, avec essai de prouver que l'écaille du temporal des Mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un quadratum, 1883.
- , Sur la valeur morphologique de la trompe d'EUSTACHE et les dérivés de l'arc palatin, de l'arc mandibulaire et de l'arc hyoïdien des vertébrés etc. Communication, faite à la Société d'anatomie pathologique de Bruxelles, 1884.
- , Ueber den morphologischen Werth des Unterkiefergelenks der Gehörknöchelchen und des mittlern und äussern Ohres der Säugethiere. Vortrag gehalten auf dem 3. internat. otologischen Congress in Basel, CR., 1895.
- D'ALTON, Beschreibung des Muskelsystems eines Python bivittatus, in: Arch. Anat. Physiol., 1834.
- BALFOUR, F. M., A treatise of comparative embryology, London 1881.
- BAUR, G., Das Quadratojugale von Sphenodon. Osteologische Notizen über Reptilien, in: Zool. Anz., No. 238, 1886.
- , Ueber das Quadratum der Säugethiere, in: Biol. Ctrbl., V. 6, 1887.
- , Ueber die Abstammung der amnioten Wirbelthiere, *ibid.*, V. 7, 1887.
- , Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höhern Wirbelthiere, in: Anat. Anz., V. 10, 1894.
- BAUR, G. and CASE, E. C., On the morphology of the skull of the Pelycosauria and the origin of the Mammals. Prel. comm., *ibid.*, V. 13, 1897.
- BEMMELEN, VAN, Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien, I. Anatomischer Theil, in: Bijdr. Dierk., 1888.
- BENDZ, Bidrag til den sammenlignende Anatomi af Nervus glossoph., vagus, access. Willisii og hypoglossus hos Reptilierne, Kjöbenhavn 1843.
- BOJANUS, Anatome testudinis europaeae, 1819—1821.

- BOULENGER, Catalogue of Lizards in the British Museum, Nat. Hist., 1885, 1887.
- BRESCHET, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organe de l'audition chez les oiseaux, Paris 1836.
- BRÜHL, C. B., Zootomie aller Thierclassen für Lernende, nach Autopsien skizzirt, Wien 1874—1886.
- CLASON, E., Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen, in: HASSE, Anat. Stud., Heft 2, 1871.
- COMPARETTI, Observationes anatomicae de aura interna comparatae, 1789.
- COPE, E. D., On the homologies of some of the cranial bones of Reptilia and on the systematic arrangement of the class, in: Proc. Amer. Ass. Adv. Sc. Philadelphia, V. 19, 1871.
- , The relations between the Theromorphous Reptiles and the Monotreme Mammalia, *ibid.*, V. 33, 1884.
- , The structure of the columella auris in the Pelycosauria, in: Mem. nation. Acad. Sc., V. 3, part 1, 1884.
- , The osteology of the Lacertilia, in: Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia, V. 30, 1892.
- CORTI, De systemate vasorum Psammosauri grisei, Vindob. 1841.
- CUVIER, Recherches sur les ossements fossiles, 3. édit., 1825.
- DOLLO, M. L., On the malleus of the Lacertilia and the malar and quadrate bones of the Mammalia, in: Quart. J. micr. Sc., N. S. V. 23, 1883.
- , Quatrième note sur les Dinosauriens de Bernissart, in: Bull. Musée Hist. nat. Belgique, V. 2, 1883.
- DORAN ALBAN, H. G., Morphology of the ossicula auditus in the Mammalia, in: Trans. Linn. Soc. London, (ser. 2) V. 1, Zool., part 7, 1878.
- DREYFUSS, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohrs und des Trommelfells des Menschen und der Säugethiere, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 2, Heft 3, 1893.
- DUGÈS, Mémoire sur les espèces indigènes du genre Lacerta, in: Ann. Sc. nat., V. 16, 1829.
- FICALBI, E., Osteologia del Platidattilo mauritanico, in: Atti Soc. Toscana Sc. nat. Pisa, Mem., V. 5, Fasc. 2^e ultimo, 1883.
- FISCHER, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier anatomisch untersucht, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg, V. 2, 1852.
- FLOWER, W. H., On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the order Carnivora, in: Proc. zool. Soc. London, 1869.
- , Osteology of Mammalia.
- FRASER, A. L., On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 173, 1882.
- FÜRBRINGER, MAX, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, 1897.

- GADOW, H., On the modifications of the first and second visceral arches, with special reference to the homologies of the auditory ossicles, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179, 1888.
- , Vögel, in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs.
- GAUPP, E., Ueber die Jochbogen-Bildungen am Schädel der Wirbelthiere, in: Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cultur, zool.-bot. Sect., 1894.
- , Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbelthierschädel, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 4, Heft 1, 1895.
- , Anatomie des Frosches von ECKER und WIEDERSHEIM, 2. Aufl., Braunschweig, Heft 1, 1896, Heft 2, 1897.
- GEGENBAUR, CARL, Grundriss der vergleich. Anatomie, 2. Aufl., Leipzig 1878.
- GEOFFROY, Abhandlungen von dem Gehörwerkzeuge des Menschen, der Amphibien und Fische, Leipzig 1780.
- GROSSER und BREZINA, Ueber die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien, in: Morph. Jahrb., V. 23, 1895, p. 289.
- GÜNTHER, A., Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus), in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 157, 1867.
- HASSE, C., Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel, in: Anat. Stud., Heft 2, 1871.
- , Das Gehörorgan der Schildkröten, *ibid.*
- , Das knöcherne Labyrinth der Frösche, *ibid.*
- , Das Gehörorgan der Crocodile nebst weitem vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das mittlere Ohr der Wirbelthiere und dessen Adnexe, *ibid.*, Heft 3, 1873.
- , Die Morphologie des Gehörorgans von Coluber natrix, *ibid.*
- , Ueber den Bau des Gehörorgans von Siredon pisciformis und über die vergleichende Anatomie des Kiefersuspensoriums, *ibid.*
- HOFFMANN, C. K., Reptilien, in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, 1888.
- , Over de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan en de morphologische beteekenis van het gehoorbeentje bij de Reptilien, in: Natuurk. Verh. Akad. Wet. Amsterdam, V. 28, 1889.
- HUXLEY, TH. H., On the representatives of the malleus and incus of the Mammalia and other Vertebrates, in: Proc. zool. Soc. London, 1869.
- , A manual of the anatomy of vertebrated animals, London 1871.
- IWANZOFF, N., Zur Anatomie der Knöchelchen des mittlern Ohres bei Amphibien und Reptilien. Vorl. Mitth., in: Anat. Anz., V. 9, 1894.
- KILLIAN, G., Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln, in: Anat. Anz., V. 5, 1890.
- , Die Ohrmuskeln des Crocodils, nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des M. stapedius und des Stapes, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890.
- LEYDIG, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872.

- MIVART, ST. GEORGE, Notes on the myology of *Iguana tuberculata*, in Proc. zool. Soc. London, 1867.
- , On the myology of *Chamaeleon parsonii*, *ibid.*, 1870.
- MOLDENHAUER, W., Vergleichende Histologie des Trommelfells, in: Arch. Ohrenheilk., V. 13, 1877.
- , Die Entwicklung des mittlern und äussern Ohres, in: Morph. Jahrb., V. 3, 1877.
- NEUGEBAUER, Systema venosum avium cum eo mammalium et imprimis hominis collatum, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., V. 21, 1844 p. 517.
- OSAWA, GAKUTARO, Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*, in: Arch. mikr. Anat., V. 51, 1898.
- OWEN, R., Comparative anatomy and physiology of Vertebrates, V. 1, Fishes and Reptiles, London 1866.
- PARKER, W. K., On the structure and development of the skull in the Ostrichtribe, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1866.
- , On the structure and development of the skull of the common fowl, *ibid.*, 1869.
- , On the structure and development of the skull of the common frog, *ibid.*, 1871.
- , On the structure and development of the skull in the pig, *ibid.*, 1874.
- , On the structure and development of the bird's skull, Trans. Linn. Soc. London, (Ser. 2) V. 1, Zool., 1876.
- , On the structure and development of the skull in the common snake (*Tropidonotus natrix*), in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1878.
- , On the structure and development of the skull in the Lacertilia, I. On the skull of the common Lizards, *ibid.*, 1879.
- , On the development of the green Turtle, in: Zool. Challenger, V. 1, part 5, 1880.
- , On the structure of the skull in the Chamaeleons, in: Trans. Zool. Soc. London, V. 11, part 3, 1881.
- , On the structure and development of the skull in the Crocodilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1883.
- , On the structure and development of the skull in the Mammalia, part 2, Edentata, *ibid.*, 1885.
- PETERS, W., Ueber die Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer bei den Beutelthieren, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1867.
- , Ueber das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabelthiere, *ibid.*
- , Ueber die Gehörknöchelchen und den MECKEL'schen Knorpel bei den Crocodilen, *ibid.*, 1868.
- , Ueber die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen, *ibid.*, 1869.
- , Ueber die Höhlen des Unterkiefers bei den Crocodilen, *ibid.*, 1870.

- PETERS, W., Ueber die Gehörknöchelchen und ihre Verhältnisse zu dem ersten Zungenbeinbogen bei *Sphenodon punctatus*, *ibid.*, 1874.
- , Ueber eine neue Art und Gattung der Amphisbaenoiden, *Agamodon anguliceps*, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1882.
- RABL, Ueber das Gebiet des Nervus facialis, in: Anat. Anz., V. 2, 1887.
- RATHKE, H., Ueber den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere, Riga und Dorpat 1832.
- , Entwicklungsgeschichte der Natter, Königsberg 1839.
- , Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier, in: Denkschr. d. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Classe, V. 13, 1857.
- , Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Crocodile, 1866.
- REICHERT, Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere, in: Arch. Anat. Physiol., 1837.
- RETZIUS, G., Das Gehörorgan der Wirbelthiere, II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel und Säugethiere, Stockholm 1884.
- RUGE, G., Ueber das periphere Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, 1896.
- , Das Knorpelskelet des äussern Ohres der Monotremen, ein Derivat des Hyoidbogens, in: Morph. Jahrb., V. 25, 1897.
- SANDERS, Note on the myology of *Platydictylus japonicus*, in: Proc. zool. Soc. London, 1870.
- , Notes on the myology of *Liolepis belli*, *ibid.*, 1872.
- , Notes on the myology of *Phrynosoma coronatum*, *ibid.*, 1874.
- SCARPA, Anatomicae disquisitiones de olfactu et auditu, Mediolani 1744.
- SCHREIBER, E., Herpetologia europaea, Braunschweig 1875.
- SCHWALBE, G., Ueber Auricularhöcker bei Reptilien, ein Beitrag zur Phylogenie des äussern Ohres, in: Anat. Anz., V. 7, 1891.
- SEELEY, H. G., On the anomodont Reptilia and their allies, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1889.
- SHUFELDT, Contributions to the study of *Heloderma suspectum*, in: Proc. zool. Soc. London, 1890.
- SIEBENROCK, F., Zur Kenntniss des Kopfskelets der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden, in: Ann. naturh. Hofmus. Wien, V. 7, 1892.
- , Das Skelet von *Uroplatus fimbriatus* SCHNEID., *ibid.*, V. 8, 1893.
- , Das Skelet von *Brookesia superciliaris* KUHL, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 102, Abth. 1, math.-naturw. Cl., 1893.
- , Zur Osteologie des Hatteria-Kopfes, *ibid.*
- , Das Skelet der *Lacerta simonyi* STEIND. und der Lacertidenfamilie überhaupt, *ibid.*, V. 103, Abth. 1, 1894.
- , Das Skelet der Agamidae, *ibid.*, V. 104, Heft 9, 1895.
- STADERINI, Intorno alle prime fasi di sviluppo dell' annulus stapediale, in: Monit. zool. Ital., V. 2, 1891.
- STANNIUS, H., Handbuch der Zootomie: Zootomie der Amphibien, 1856.
- , Das periphere Nervensystem der Fische, Rostock 1849.

- v. TEUTLEBEN, Ueber Kaumuskeln und Kaumechanismus bei den Wirbelthieren, in: Arch. Naturg., Jg. 40, V. 1, 1874.
- VETTER, B., Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen und Kiefermuskulatur der Fische, in: Jena. Z. Naturw., V. 8 u. 12.
- VILLY, FR., The development of the ear and accessory organs in the common frog, in: Quart. J. micr. Sc., V. 30, 1890.
- VOGT, CARL, Beiträge zur Neurologie der Reptilien.
- VOGT, CARL et YUNG, EMILE, Traité d'anatomie comparée pratique.
- WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleich. Anatomie der Wirbelthiere, 2. Aufl., 1893.
- WINDISCHMANN, De penitiori auris in amphibiiis structura, Lipsiae 1831.
- ZONDRICK, M. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen, in: Arch. mikr. Anat., V. 44, 1895.
-

Erklärung der Abbildungen.

In allen Figuren bedeutet:

<i>ä. Geh. h</i> äussere Gehörhöhle	<i>Fusspl</i> Fussplatte des Stapes
<i>ä. Geh. ö</i> äussere Gehöröffnung	<i>Gangl. gen</i> Ganglion geniculi
<i>A. car. int</i> Arteria carotis interna	<i>Gangl. petr</i> Ganglion petrosum
<i>Bas. sph</i> Basisphenoideum	<i>Gel. St. Ext</i> Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella
<i>Can. vid.</i> Canalis vidianus	<i>Gel. Uk</i> Unterkiefergelenk
<i>Ch. ty</i> Chorda tympani	<i>H</i> Haut
<i>Cr. proot</i> Crista prootica	<i>H. ä. Geh. h</i> Haut der äussern Ge- hörhöhle
<i>Col</i> Columella auris	<i>int. Musk</i> intermandibulare Muscu- latur
<i>Comm</i> Communication der Pauken- höhle mit der Rachenhöhle	<i>Jug</i> Jugale
<i>Cond. occ</i> Condylus occipitalis	<i>Kn. Proc. par</i> Knorpel auf dem Processus paroticus
<i>Dep. md</i> Depressor mandibulae	<i>Lab. h</i> Labyrinthhöhle
<i>Dep. md., Hpt</i> Hauptportion des De- pressor mandibulae	<i>Lar</i> Larynx
<i>Dep. md., o. Pt</i> oberflächliche Por- tion	<i>M. comp. maj</i> M. complexus major
<i>Dep. md., t. P</i> tiefste Portion des Depressor mandibulae	<i>M. comp. min</i> M. complexus minor
<i>Duct. per</i> Ductus perilymphaticus	<i>M. ext. col</i> Muskel der Extracolu- mella
<i>Endpl. Zb. b</i> dorsale Endplatte des Zungenbeinbogens	<i>M. ep. cl. m</i> M. episterno-cleido- mastoideus
<i>Ext. col</i> Extracolumella	<i>M. int. md</i> intermandibularer Muskel C ₂ vd. m (RUGE)
<i>Ext. col. St</i> Stiel der Extracolu- mella	<i>M. myl</i> M. mylohyoideus
<i>Fen. utr</i> Fenestra utricularis	<i>M. par. md. pr</i> M. parieto-mandibu- laris profundus
<i>For. jug. ext</i> Foramen jugulare ex- ternum	<i>M. pro. pt</i> M. protractor pterygoidei
<i>For. mg</i> Foramen magnum	<i>M. pter</i> M. pterygoideus
<i>For. VII</i> Loch des Nervus facialis	<i>M. rec. cap. ant. maj</i> M. rectus capi- tis anticus major
<i>For. IX</i> Loch des Nervus glosso- pharyngeus	<i>M. styl</i> M. stylohyoideus
<i>For. X</i> Loch des Nervus vagus	<i>M. trap</i> M. trapezius
<i>For. XII, ant</i> resp. <i>post</i> vorderes und hinteres Loch des Nervus hypoglossus	<i>Membr</i> straffe Membran vom Qua- dratum zum Schädel

<i>Mk</i> Markhöhle des Stapes	<i>S</i> Sehne der Extracolumella
<i>Occ. bas</i> Basioccipitale	<i>Sac. end</i> Saccus endolymphaticus
<i>Occ. lat</i> Occipitale laterale	<i>Sac. per</i> Saccus perilymphaticus
<i>Oes</i> Oesophagus	<i>Schd. h</i> Schädelhöhle
<i>O. pter</i> Os pterygoideum	<i>Schl. h. Rach. h</i> Schleimhaut der Rachenhöhle
<i>Pal</i> Palatinum	<i>Sph. c</i> Sphincter colli
<i>Par</i> Parietale	<i>St</i> Stapes
<i>Par. qu</i> Paraquadratum	<i>St. Ex. col.</i> Stiel der Extracolumella
<i>Pars inf</i> Pars inferior des Insertionstheiles der Extracolumella	<i>Squam</i> Squamosum
<i>Pars. sup</i> Pars superior desselben	<i>Temp M</i> temporalis
<i>Pauk. h</i> Paukenhöhle	<i>Trach</i> Trachea
<i>Proc. par</i> Processus paroticus	<i>Trf</i> Trommelfell
<i>Proc. acc. ant</i> Processus accessorius anterior	<i>Tub. sphen. occ</i> Tuberculum sphenoccipitale
<i>Proc. acc. post</i> Processus accessorius posterior der Extracolumella	<i>Uk</i> Unterkiefer
<i>Proc. int</i> Processus internus	<i>Ven. jug</i> Vena jugularis
<i>Proc. pter</i> Processus pterygoideus des Basisphenoids	<i>Ven. jug. int</i> Vena jugularis interna
<i>Proot</i> Prooticum	<i>Ven. lat. cap</i> Vena lateralis capitis
<i>Qua</i> Quadratum	<i>ventr. Nack. M</i> ventrale Nackenmuskulatur
<i>Qua. lat. Lam</i> laterale Lamelle des Quadratus	<i>Visc. bog. IV 4.</i> Visceralbogen
<i>Qua. med. Lam</i> mediale Lamelle des Quadratus	<i>Zb. b</i> Zungenbeinhorn
<i>R. comm. ext</i> Ramus communicans externus	<i>Zb. h. II 2.</i> Zungenbeinhorn
<i>R. comm. int</i> Ramus communicans internus	<i>VII</i> Nervus facialis
<i>R. pal</i> Ramus palatinus	<i>VII, Hpt. st</i> hinterer Hauptstamm des Facialis
<i>R. rec</i> Ramus recurrens nervi trigemini ad nervum facialem	<i>VII, M. a</i> Muskelast des Facialis
<i>Rach. h</i> Rachenhöhle	<i>VII, ventr. A</i> ventraler Ast des Facialis
	<i>IX</i> Nervus glossopharyngeus
	<i>X</i> Nervus vagus
	<i>XII</i> Nervus hypoglossus

Fig. 1. Schema des Gehörorganes der Lacertilier (Text S. 163).

Tafel 10.

Fig. 2. *Gecko verticillatus*. Die linke äussere Gehöröffnung mit ihrem Schliessmuskel; die Haut ventral von der Gehöröffnung ist nach vorn übergeschlagen, um (bei *a*) die Insertion des Schliessmuskels an die Haut zu zeigen; \times 3. *Fasc* Fascie auf den intermandibularen Muskeln.

Fig. 3. *Gecko verticillatus*. Muskeln des Facialisgebiets, rechte Seite. Die Hauptportion des Depressor mandibulae ist nahe seiner Insertion durchgeschnitten und zurückgeschlagen, der Pfeil zeigt nach

vorn; \times 3. *Fasc* Fascie auf den intermandibularen Muskeln, *Bd. Zb.* *Uk* Band vom Zungenbein zum Unterkiefer, *Schl. m* Schliessmuskel.

Fig. 4. *Gecko verticillatus*. Zeigt die Verbindung des Zungenbeinbogens mit der caudalen Wand der äussern Gehörhöhle; rechte Seite; \times 3.

Fig. 5. *Gecko verticillatus*. Rechte Paukenhöhle von hinten; der Kopf ist im Hinterhauptsgelenk vom Körper abgetrennt, und die caudale Wand der Paukenhöhle und der äussern Gehörhöhle ist entfernt, mit Ausnahme der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens *Endpl. Zb. b.* *Sp. proot* Spina prootica, *Schd. bas* Schädelbasis.

Fig. 6. *Gecko verticillatus*. Trommelfell und dorsales Stück des Zungenbeinbogens, rechte Seite; der Pfeil zeigt nach vorn; \times $3\frac{1}{2}$. *Kn. sp* Knochensplitter auf dem Processus paroticus, *Bd. Trf. Uk* Band vom caudalen Rande des Trommelfells zum Unterkiefer, *Bd* Band im Trommelfell.

Fig. 7. *Gecko verticillatus*. Horizontalschnitt durch die rechte äussere Gehörhöhle, Schema; der Pfeil *v* zeigt nach vorn, *l* lateralwärts. *Schl. m* Schliessmuskel der äussern Gehöröffnung.

Fig. 8. *Gecko verticillatus*. Das Trommelfell mit dem Insertionstheil der Extracolumella und dessen Muskel. Die laterale Lamelle des Quadratum ist theilweise abgetragen, die dorsale Endplatte des Zungenbeinbogens etwas caudalwärts gezogen; der Pfeil zeigt caudalwärts; \times $3\frac{1}{2}$. *Bd. Ext* Band von der Extracolumella zum Quadratum, *Bd* Band im Trommelfell, *Bd. Zb. Uk* Band vom Zungenbeinbogen zum Unterkiefer, *Bd. Trf. Uk* Band vom Trommelfell zum Unterkiefer, *Ext. M* Extracolumellarmuskel, *Kn. sp* Knochensplitter auf dem Processus paroticus.

Fig. 9. *Gecko verticillatus*. Trommelfell und Columella auris der linken Seite, von innen unten gesehen, \times 4. *Ext. M* Muskel der Extracolumella, *a* Bändchen vom Stiel der Extracolumella zum Band im Trommelfell, *b* stark gewölbter centraler Theil des Trommelfells, *c* dessen flache Randzone.

Fig. 10. *Gecko verticillatus*. Schema zur Erläuterung der Bewegungen des Insertionstheiles der Extracolumella bei Contraction des Muskels *Ext. M*. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung der Enden des Insertionstheiles an. *a* dünnste, sehr biegsame Stelle der Extracolumella, *b* Mitte des Trommelfells.

Fig. 11. *Pachydactylus bibroni*. Die Paukenhöhlen von der Ventralseite nach Entfernung der ventralen Rachenhöhlenwand; nat. Grösse.

Fig. 12. *Pachydactylus bibroni*. Linke Paukenhöhle, von der Ventralseite und etwas von rechts gesehen, \times 3.

Tafel 11.

Fig. 13. *Pachydactylus bibroni*. Linke Paukenhöhle; nach Entfernung der Schleimhaut sind die durch die Paukenhöhle laufenden Nerven und Gefässe frei präparirt; \times 4. Die Knochen sind gelb; Muskeln schwach roth, Arterien dunkelroth, Knorpel hellblau, Venen

dunkelblau. *Ven. Uk* Vene zum Unterkiefer, *A. dent. inf* Arteria dentalis inferior, *A. pal. nas* Arteria palatino-nasalis.

Fig. 14. *Pachydactylus bibroni*. Der linke Stapes, vergrössert. *Lo* Loch im Stapes.

Fig. 15. *Thecadactylus rapicaudus*. Die oberflächliche Halsmuskulatur, $\times 2$. *Schl. m* Schiessmuskel der Gehöröffnung.

Fig. 16. *Uroplates fimbriatus*. Oberflächliche Halsmuskulatur und äussere Gehöröffnung, $\times 2\frac{1}{4}$.

Fig. 17. *Uroplates fimbriatus*. Das Präparat der Fig. 16 nach Entfernung des Depressor mandibulae, des Sphincter colli und des 4. Visceralbogens; der Pfeil zeigt nach vorn; $\times 2\frac{1}{4}$. *Rd. Qua* dorsaler Rand der lateralen Lamelle des Quadratus, *W* caudale Wand der äussern Gehörhöhle.

Fig. 18. *Uroplates fimbriatus*. Trommelfell und vordere Wand der äussern Gehörhöhle, rechte Seite, $\times 4$. *vord. Rd* vorderer Rand der äussern Gehöröffnung, *lat. Rd. Qua* lateraler Rand des Quadratus, *Rd. Qua* dorsaler Rand der lateralen Lamelle des Quadratus.

Fig. 19. *Uroplates fimbriatus*. Die rechte Paukenhöhle, von der Rachenhöhle aus gesehen, $\times 3\frac{3}{4}$.

Fig. 20. *Uroplates fimbriatus*. Die rechte Paukenhöhle; nach Entfernung der Schleimhaut sind die durch die Paukenhöhle laufenden Nerven und Gefässe freigelegt; $\times 4$. *Ven. Uk* Vene zum Unterkiefer, *N. sy* Nervus sympathicus, oberflächlicher Halstheil, *Spin. proot* Spina prootica.

Fig. 21. *Uromastix spinipes*. Kopf, von der rechten Seite, um die Hautfalte *Hf* zu zeigen, welche das Trommelfell von vorn her theilweis bedeckt; $\times \frac{3}{4}$.

Fig. 22. *Uromastix spinipes*. Kopf, die Hautfalte *Hf* ist nach vorn umgelegt; $\times \frac{3}{4}$.

Tafel 12.

Fig. 23. *Uromastix spinipes*. Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Schädel; das Trommelfell ist entfernt; nat. Grösse. *Schl. h.* Oes Schleimhaut der Oesophagus, *M. om* M. omohyoideus, *M. zb* Muskeln des Zungenbeinapparats, *a* dorsales Stück des Zungenbeinbogens, *Squ* Squamosum.

Fig. 24. *Uromastix spinipes*. Die Knorpelstücke auf dem Processus paroticus (*a*) und auf dem Quadratum (*b*); rechte Seite, von der Ventralseite gesehen; $\times 3\frac{3}{4}$. *c* Knorpelstückchen, von welchem die Sehne der Extracolumella abgeht, *Bd. Zb* Band zum Zungenbeinbogen.

Fig. 25. *Uromastix spinipes*. Vordere Wand der Paukenhöhle und Columella auris; der M. protractor pterygoidei ist entfernt; das caudale Ende des Os pterygoideum ist abgebrochen. *a* dorsales Stück des Zungenbeinbogens, *b* bindegewebige Verlängerung des Processus internus der Extracolumella, welche verschwindet im Bindegewebe *c* zwischen Quadratum und Os pterygoideum.

Fig. 26. *Amphibolurus barbatus*. Oberflächliche Muskeln der Trommelfellgegend, $\times \frac{7}{3}$. *Pst. fron* Postfrontale.

Fig. 27. *Draco volans*. Die rechte Columella auris von der Ventralseite und etwas von hinten gesehen, vergrößert. *a* knorplige Epiphyse des Stapes, *b* knorplig-bindegewebige Scheibe zwischen Stapes und Extracolumella.

Fig. 28. *Calotes jubatus*. Rechte Paukenhöhle, von der Rachenhöhle aus gesehen; der Kopf ist median durchgesägt; vergrößert. *a* vordere Paukenhöhlenwand, *Bd* Band von der Extracolumella zur ventralen Paukenhöhlenwand.

Fig. 29. *Calotes jubatus*. Linke Columella auris in situ, von hinten gesehen, $\times 4\frac{1}{2}$. *a* Knorpel auf dem Processus paroticus, *b* Fortsatz desselben, von welchem die Sehne der Extracolumella abgeht, *c* Knorpel auf dem Quadratum, *Bd* Band von der Extracolumella zur ventralen Paukenhöhlenwand.

Fig. 30. *Iguana tuberculata*. Rechter Stapes, von vorn gesehen, $\times 4$. *a* Gelenkfläche des Stapes für die Extracolumella.

Fig. 31. *Iguana tuberculata*. Die Paukenhöhlenfläche des Schädels, linke Seite. Der Processus paroticus ist theilweis abgetragen; $\times 4$. *a* knöcherne Leiste zwischen Fenestra utricularis und Foramen jugulare externum, *b* Aushöhlung des Basioccipitale, *c* Naht zwischen Basioccipitale und Basisphenoideum, *d* horizontale Knochenlamelle, die dem Basisphenoideum angehört, *e* Gelenkfläche des Processus pterygoideus des Basisphenoideums, *f* Naht zwischen Processus paroticus und Prooticum.

Fig. 32. *Iguana tuberculata*. Die Occipitalregion des Schädels, von der Ventralseite, $\times 1\frac{1}{2}$. *b* durchsichtige ventrale Wand der Aushöhlung im Basioccipitale, *d* horizontale Knochenlamelle des Basisphenoideums, *Praesph* Praesphenoideum.

Fig. 33. *Iguana tuberculata*. Die rechte Columella auris, von der Ventralseite gesehen, $\times 4$.

Fig. 34. *Iguana tuberculata*. Die rechte Columella auris, von der dorsocaudalen Seite gesehen, $\times 4$. *a* Rand des Processus internus, welcher dem Quadratum angeheftet war, *b* knorplige Epiphyse des Stapes.

Fig. 35. *Iguana tuberculata*. Die Communication der rechten Paukenhöhle mit der Rachenhöhle, von letzterer aus gesehen; der Kopf ist median durchgesägt; $\times \frac{3}{4}$.

Fig. 36. *Iguana tuberculata*. Die knöcherne, vordere Paukenhöhlenwand und die Knorpelanhänge des Processus paroticus, rechte Seite; $\times 4\frac{1}{2}$. *a* Ausschnitt in der lateralen Lamelle des Quadratus, der von Faserknorpel und Knochenstückchen angefüllt wird, *b* knorplige Epiphyse des Processus paroticus, *c* Knorpelstück, von dem die Sehne der Extracolumella abgeht.

Tafel 13.

Fig. 37. *Iguana tuberculata*. Die Nerven in der Paukenhöhle, Chorda tympani und Ramus recurrens sind nicht in sie eingezeichnet,

die Crista prootica ist grössten Theils abgetragen, $\times 4$. *a* Nervenplexus auf der Arteria facialis, *b* Aestchen des Ramus recurrens, welches den Ramus cervicalis der Arteria facialis (RATHKE) begleitet; vergl. Fig. 31.

Fig. 38. *Phrynosoma cornutum*. Die Communication der rechten Paukenhöhle mit der Rachenhöhle. Der Kopf ist median durchgesägt; $\times 3$. *Md. h* Mundhöhle.

Fig. 39. *Phrynosoma cornutum*. Die Communication der rechten Paukenhöhle mit der Rachenhöhle nach Entfernung der Rachenhöhlenschleimhaut, $\times 3\frac{1}{2}$. *Schl. h. Pauk* Schleimhaut der Paukenhöhle, *a* Fett, Nerven, Gefässe.

Fig. 40. *Phrynosoma cornutum*. Das Präparat der Fig. 39 nach Entfernung des Depressor mandibulae und des M. pterygoideus, $\times 3\frac{1}{2}$. *Schl. h. Pauk* Schleimhaut der Paukenhöhle.

Fig. 41. *Phrynosoma cornutum*. Rechte Paukenhöhle, von der Ventralseite gesehen, nach Entfernung ihrer ventrocaudalen Wand, $\times 3\frac{1}{2}$. *i* Stelle, wo die Sehne der Extracolumella vom Quadratum abgeht, *b* Pterygoid-Quadratum-Verbindung.

Fig. 42. *Polychrus marmoratus*. Die Communication der rechten Paukenhöhle mit der Rachenhöhle; der Kopf ist median durchgesägt, $\times 2$.

Fig. 43. *Polychrus marmoratus*. Die Communication der rechten Paukenhöhle mit der Rachenhöhle nach Entfernung der Rachenhöhlenschleimhaut (vergl. Fig. 42); $\times 2\frac{2}{3}$.

Fig. 44. *Zonurus cordylus*. Zeigt, wie das tief liegende Trommelfell von den grossen Schuppen der Temporalgegend bedeckt wird, $\times 3\frac{1}{2}$. Der Pfeil zeigt nach vorn.

Fig. 45. *Zonurus cordylus*. Die oberflächliche Musculatur der Ohrgegend, rechte Seite, $\times 4$.

Fig. 46. *Ophisaurus apus*. Kopf, von der rechten Seite, um die äussere Gehöröffnung zu zeigen; $\times \frac{4}{5}$.

Fig. 47. *Ophisaurus apus*. Sphincter colli und äussere Gehöröffnung, $\times \frac{4}{5}$. *a* Zwischensehne im Sphincter colli, *b* vorderste Fasern des Sphincter colli, welche von der Haut am ventralen Rande der äussern Gehöröffnung entspringen.

Fig. 48. *Ophisaurus apus*. Die Muskeln rings um die äussere Gehöröffnung nach Entfernung des Sphincter colli, $\times \frac{4}{5}$.

Tafel 14.

Fig. 49. *Ophisaurus apus*. Das Präparat der Fig. 48, nachdem auch die oberflächliche Portion des Depressor mandibulae entfernt worden ist; der Pfeil zeigt nach vorn, $\times 4$. *Knp* Knorpelanhang des Quadratus.

Fig. 50. *Ophisaurus apus*. Wie Fig. 49, aber auch die Hauptportion des Depressor mandibulae ist entfernt worden, $\times 4$.

Fig. 51. *Anguis fragilis*. Communication der rechten Paukenhöhle mit der Rachenhöhle; der Boden der Mundhöhle ist entfernt; $\times 3$. *Sch. b* Schädelbasis.

Fig. 52. *Ophisaurus apus*. Das Trommelfell und die Knochen der Ohrgegend der rechten Seite; $\times 4$. *Kn*p Knorpelanhang des Quadratus, *Bd* sehniges Band vom Quadratum zum Unterkiefer.

Fig. 53. *Anguis fragilis*. Stapes, $\times 30$. *m* Mündung der Markhöhle nach aussen, *n* Mündung der Markhöhle gegen die Labyrinthhöhle, *k* knorplicher Saum der Fussplatte.

Fig. 54. *Heloderma suspectum*. Extracolumella, von der ventro-caudalen Seite gesehen; die Verkalkung ist mittels Schraffirung angegeben; der Pfeil zeigt dorsalwärts. *Bd* bindegewebige Fortsetzung des Processus internus, *Gel* Gelenkfläche für den Stapes.

Fig. 55. *Varanus niloticus*. Die Rachenhöhle ist von der Ventralseite geöffnet; man blickt in die rechte Paukenhöhle; $\times \frac{3}{4}$.

Fig. 56. *Varanus niloticus*. Rechte Extracolumella von der Ventralseite, $\times 4$. *Gel* Gelenkfläche für den Stapes.

Fig. 57. *Tupinambis nigropunctatus*. Vorderes (dorsales) Ende des 4. Visceralbogens in der Paukenhöhle; linke Seite; der Pfeil zeigt nach vorn; $\times 2\frac{1}{2}$.

Fig. 58. *Tupinambis nigropunctatus*. Linke Columella auris, von oben vorn gesehen; $\times 5$. *a* dünne, sehr biegsame Stelle des Knorpels.

Fig. 59. *Lacerta ocellata*. Rechte Extracolumella, von hinten gesehen; $\times 12$. *Gr* Grenze zwischen Stapes und Extracolumella, *Verk* Verkalkung des Knorpels, *x* Discontinuität im Knorpel (vergl. im Text).

Fig. 60. *Mabuia multifasciata*. Oberflächliche Musculatur der Ohrgegend; rechte Seite; $\times 3\frac{1}{2}$.

Tafel 15.

Fig. 61. *Mabuia multifasciata*. Muskeln der Ohrgegend, nachdem der Sphincter colli mit Ausnahme seiner vordersten (*Sph.v*) und hintersten Fasern entfernt ist; $\times 3\frac{1}{2}$. *Omoh* M. omohyoideus.

Fig. 62. *Mabuia multifasciata*. Wie Fig. 60, aber der Depressor mandibulae mit Ausnahme seiner tiefsten Portion und der ganze Sphincter colli sind entfernt; $\times 3\frac{1}{2}$. *Fac.A* Ast des Nervus facialis zum Muskel „C₂ vd., mand. Portion“ (RUGE), *M.int.md* der Figg. 60—62.

Fig. 63. *Mabuia multifasciata*. Rechte Columella auris, von hinten gesehen; $\times 15$. *v* Verbindung von Extracolumella und Stapes, *b* biegsame Stelle der Extracolumella.

Fig. 64. *Mabuia multifasciata*, Rechte Columella auris, von der Ventralseite gesehen; $\times 15$. *a* Andeutung eines Processus accessorius anterior, *b* biegsame Stelle.

Fig. 65. *Trachysaurus rugosus*. Trommelfell und Knorpelanhang (*Kn*p) des Quadratus; rechte Seite; $\times 2\frac{1}{3}$. *Uk.h* hinteres Ende des Unterkiefers.

Fig. 66. *Amphisbaena fuliginosa*. Muskeln der Ohrgegend nach Entfernung der Hautmusculatur; $\times 3$. *M.mass* SMALIAN's M. masseter, *Au* Auge.

Fig. 67. *Amphisbaena fuliginosa*. Querschnitt des Kopfes durch die Ohrgegend; linke Hälfte; $\times 18$. *Ven.temp* Vene aus der Tem-

poralgrube, *Can.sem.ext* Canalis semicircularis externus, *Can.sem.ant* Canalis semicircularis anterior, *Plt* Platysma, *N.fac.Sph* Ast des Nervus facialis zum Sphincter colli, *N.fac.Plt* Ast des N. facialis zum Platysma, *Geh* Gehirn, *A.fac* Arteria facialis, *VIII* Nervus acusticus.

Fig. 68. *Amphisbaena fuliginosa*. Linke Columella auris in situ; die Muskeln der Ohrgegend und SMALIAN's M. masseter sind entfernt; \times 3. *Ep.sphen.occ* Epiphysis spheno-occipitalis, *Art* Articulare des Unterkiefers, *Gland.subm* Glandula submaxillaris, *Vert* Vertiefung in der Oberfläche des M. temporalis, in der SMALIAN's M. masseter gelegen hat.

Fig. 69. *Amphisbaena fuliginosa*. Hintere Hälfte des Schädels von der Ventralseite; links sind die Columella auris und die Chorda tympani erhalten; \times 4. *Dent* Dentale, *Art* Articulare des Unterkiefers, *Ep.sphen.occ* Epiphysis spheno-occipitalis, *Qua.Gel* Quadratum-Schädelgelenk, *a* Ursprungsfläche des Depressor mandibulae, *Lo* Loch für die Vena jugularis interna und die occipitalen Nerven.

Tafel 16.

Fig. 70. *Amphisbaena fuliginosa*. Nerven und Arterien der Paukenhöhlengegend, linke Seite, Schema. Die Nerven und Arterien in der Knochenwand sind heller gehalten. *Art.pal.nas* Arteria palatino-nasalis, *Can.vid.v* vordere Oeffnung des Canalis vidianus, *a* Ast des Facialis zum Depressor mandibulae, *b* zum Sphincter colli und Platysma, *R.comm* Ramus communicans, *d.i* der vordere Anfang des oberflächlichen Hals-theils des Sympathicus, *For.trig* Trigeminus-Loch, *Art.fac* Arteria facialis.

Fig. 71. *Amphisbaena fuliginosa*. Schema der Verzweigung der Venen am Hinterkopf, linke Seite; die Venen in der Schädelhöhle sind dunkler schraffirt. Der Pfeil zeigt nach vorn. *a* Vene, die durch das Trigeminus-Loch aus der Schädelhöhle tritt, *Ven.temp* Vene aus der Temporalgrube, *Kn.ka* Canäle in der Schädelwand für den Ramus palatinus und die Arteria carotis interna, *Ven.Sch* Vene aus der Scheitelgegend, *Ven.occ* Venae occipitales posteriores, *Sin.spin* Sinus im Canalis spinalis, *Sin.for.mg* Sinus foraminis magni, *Sin.Schäd* Sinus in der Schädelhöhle dorsal von der Labyrinthgegend, *b* eine Vene, die den Nervus facialis begleitet, *c* dorsale Vene aus der Temporalgrube, *For.trig* Trigeminus-Loch.

Fig. 72. *Amphisbaena fuliginosa*. Schematischer Horizontalschnitt des occipitalen Theils des Schädels mit den dort austretenden Nerven und Venen. Der Pfeil *lat* zeigt lateralwärts, *caud* caudalwärts; *Lo* Schädelloch für die Vena jugularis interna und die occipitalen Nerven (vergl. Fig. 69), *Ven.temp* Vene aus der Temporalgrube, *Ven.Sch* Vene aus der Scheitelgegend, *Ven.occ* Venae occipitales posteriores, *Sin.for.mg* Sinus foraminis magni, *Sin.spin* venöser Sinus im Canalis spinalis, *Atl* Atlasbogen, *Mem.Atl* Membran zwischen Atlasbogen und Schädel.

Fig. 73. *Chamaeleon vulgaris*. Oberflächliche Halsmuskeln nach

Entfernung des Sphincter colli; natürliche Grösse. *M. lev. scap* M. levator scapulae, *Rd. qua* lateraler Rand des Quadratum.

Fig. 74. *Chamaeleon vulgaris*. Die Communication der linken Paukenhöhle mit der Rachenhöhle; der Kopf ist median durchgesägt; natürl. Grösse. *Zg* Zunge, *Hrz* Herz, *Stern* Sternum, *Res. S* Resonanzsack.

Fig. 75. *Chamaeleon vulgaris*. Die linke Paukenhöhle, von der Rachenhöhle aus gesehen, nachdem die Schleimhautfalte, welche die Communication derselben verengert, entfernt ist; der Pfeil zeigt nach vorn; $\times 3$. *Stern* Sternum, *Schl. h. f* Schleimhautfalte, in welcher die Columella auris liegt, *Gel. Pter* Gelenk des Os pterygoideum mit dem Basisphenoideum, *M. Zb* Musculatur des Zungenbeinapparats.

Fig. 76. *Chamaeleon vulgaris*. Die vordere laterale Wand der linken Paukenhöhle; der M. pterygoideus ist grössten Theils entfernt; $\times 3\frac{1}{2}$. *Art. fac* Arteria facialis, *Art. dent. inf* Arteria dentalis inferior, *Gel. Pter* Gelenk des Pterygoideums mit dem Basisphenoideum.

Fig. 77. *Chamaeleon vulgaris*. Die caudale Aussackung der Paukenhöhle (*a*). Der Kopf ist median durchgesägt; die Rachenhöhlenschleimhaut ist entfernt; natürl. Grösse. *Schl. h. Pauk* Schleimhaut der Paukenhöhle.

Fig. 78. *Chamaeleon vulgaris*. Zeigt die caudale Aussackung der Paukenhöhle *a* bei einem Thiere, wo dieselbe klein ist; natürl. Grösse. *Schl. h. Oes* Schleimhaut des Oesophagus, *Scap* Scapula.

Fig. 79. *Chamaeleon vulgaris*. Querschnitt des Rumpfes durch den Schultergürtel; dabei sind die caudalen Enden der bei diesem Exemplar riesig entwickelten Aussackungen der Paukenhöhlen getroffen (bei *a*); $\times 2$. *W* Wirbel, *Sch. b* Schulterblatt, *Corac* Coracoid, *c* Zungenbeinkörper, *b* 2. Zungenbeinhorn, alle mit der zugehörigen Musculatur.

Fig. 80. *Chamaeleon vulgaris*. Horizontalschnitt durch die Paukenhöhlen und deren Aussackungen *a* bei einem Exemplar, wo die letztern stark entwickelt sind; Schema; der Pfeil zeigt nach vorn. *Schl. h. f* Schleimhautfalte.

Fig. 81. *Chamaeleon vulgaris*. Zeigt die Schleimhaut der Aussackung (bei *a*) der Paukenhöhle bei einem Exemplar, wo dieselbe sehr stark entwickelt ist; natürl. Grösse. *Sch. g* Schultergürtel, *M. lev. scap* M. levator scapulae.

Fig. 82. *Chamaeleon vulgaris*. Das Präparat der Fig. 81, aber die Aussackung *a* durch die bedeckenden Muskeln hindurch contourirt; natürl. Grösse.

Fig. 83. *Chamaeleon vulgaris*. Die vordere und laterale Paukenhöhlenwand, die Columella auris und die Arterien. Der Depressor mandibulae und der M. pterygoideus sind entfernt; $\times 3\frac{1}{2}$. *kn. Ep* knorpelige Epiphyse des Processus paroticus, *Art. dent. inf* Arteria dentalis inferior, *Bd. Ext* Band der Extracolumella zum Unterkiefer, *Art. fac* Arteria facialis.

Fig. 84. *Chamaeleon vulgaris*. Die rechte Columella auris, von hinten gesehen; die Markhöhle des Stapes ist mittels Schraffirung an-

gegeben; der Pfeil weist dorsalwärts. *Bd. Ext* Band der Extracolumella zum Unterkiefer, *Ext. fen* PARKER's extrastapedial Fenestra.

Tafel 17.

Fig. 85. *Sphenodon punctatus*. Ohrgegend nach Entfernung der Haut, $\times \frac{5}{6}$. *Postfr. 2* Postfrontale 2, *F* Fasern des M. temporalis zur Haut der Mundwinkel.

Fig. 86. *Sphenodon punctatus*. Am Präparat der Fig. 85 ist der Depressor mandibulae entfernt, und dadurch sind die Aponeurose und das dorsale Stück des Zungenbeinbogens frei gelegt; $\times 2\frac{2}{3}$. *Quad. jug* Quadrato-jugale, *F* Fasern des M. temporalis zur Haut der Mundwinkel, *Postfr. 2* Postfrontale 2, *a* Gelenk im Zungenbeinbogen.

Fig. 87. *Chamaeleon vulgaris*. Die Nerven in der Paukenhöhle; Schema. *Sym* Nervus sympathicus.

Fig. 88. *Sphenodon punctatus*. Die Communication der rechten Paukenhöhle mit der Rachenhöhle; der Kopf ist median durchgesägt; $\times \frac{3}{4}$.

Fig. 89. *Sphenodon punctatus*. Paukenhöhle von der Ventralseite; der M. pterygoideus, die Aponeurose, die Schleimhaut etc. sind entfernt; rechte Seite. Der Pfeil zeigt nach vorn; $\times 2\frac{1}{4}$. *Qua. jug* Quadrato-jugale, *M. lev. clav* M. levator claviculae, *Sulc. col* Sulcus columellae, *Kn. oot* Knorpel in der Gehörkapsel, *Lam. pter* Lamelle des Os pterygoideum, *b* straffes Bindegewebe zwischen dieser Lamelle und dem Prooticum.

Fig. 90. *Sphenodon punctatus*. Extracolumella und Zungenbeinbogen der rechten Seite, von hinten gesehen; die Aponeurose ist entfernt; $\times 3$. *S. abg* abgeschnittenes Ende der Sehne der Extracolumella, *Qua. jug* Quadrato-jugale, *Lo. Qua* Loch zwischen Quadratum und Quadrato-jugale, *Zb. Ext* Theil des Zungenbeinbogens, der mit der Extracolumella verwachsen ist.

Fig. 91. *Sphenodon punctatus*. Das Präparat der Fig. 86, nachdem auch die Aponeurose entfernt worden ist; die Chorda tympani ist angegeben; $\times 2\frac{2}{3}$. *Qua. jug* Quadrato-jugale, *F* Fasern des M. temporalis zur Haut des Mundwinkels, *Postfr. 2* Postfrontale 2, *S. abg* Stelle, wo die Sehne der Extracolumella abgeschnitten worden ist.

Fig. 92. *Sphenodon punctatus*. Nerven der Paukenhöhle und der Occipitalregion; Schema; der Pfeil zeigt nach vorn. *a* Verbindungszweige des Sympathicus, *N. acc* Ramus accessorius, *For. XII* drei Löcher für den Hypoglossus.

Fig. 93. Schema für den Verlauf der Chorda tympani bei einem Theil der Lacertiliern. *Kan. Ch* Canal für die Chorda tympani im Unterkiefer.

Fig. 94 und 95. Schemata für den Verlauf der Chorda tympani bei Lacertiliern. *Kan. Ch* Canal für die Chorda tympani im Unterkiefer.

Fig. 96. Vena jugularis interna und Recessus scalae tympani beim Huhn; Schema. *Fen. rot* Fenestra rotunda, *Schl. h. Pauk* Schleimhaut der Paukenhöhle.

Fig. 97. Vena jugularis und Ductus perilymphaticus bei der Gans; Schema. *a* HASSE'S Fenestra rotunda, *Schl. h. Pauk* Schleimhaut der Paukenhöhle.

Fig. 98. Ductus perilymphaticus und Recessus scalae tympani bei den Lacertiliern; Schema. *a* CLASON'S Fenestra rotunda, *Rec. scal. ty* Recessus scalae tympani, *Schl. h. Pauk* Schleimhaut der Paukenhöhle.

Fig. 99. Schema für den Verlauf der Vena jugularis interna durch den Recessus scalae tympani bei den Stammformen der Lacertilier. *Schl. h. Pauk* Schleimhaut der Paukenhöhle.

Fig. 100. Schema für die oberflächliche Lage des Trommelfells, Horizontalschnitt; der Pfeil *la* zeigt lateralwärts, *v* nach vorn. *Mk* Musculatur am caudalen Rande des Trommelfells.

Fig. 101. Schema für die tiefe Lage des Trommelfells, Horizontalschnitt. *Mk* Musculatur, *Fa* Falte am caudalen Rande des Trommelfells.

Fig. 102. Schematische Darstellung eines Horizontalschnitts durch eine äussere Gehörhöhle; der Pfeil zeigt nach vorn.

Ueber Zahnentwicklung der diprotodonten Beutelthiere.

Von

Albertina Carlsson.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Hierzu Tafel 18.

Für das Verständniss des Zahnsystems der Säugethiere wird wohl dasjenige der Beutelthiere stets eine gewisse Bedeutung besitzen. Noch immer aber ist trotz einer Fülle neuerer und ausgedehnter Beobachtungen die ohne Zweifel wichtigste hierher gehörige Frage, nämlich nach der Homologisirung der Zahngenerationen der Marsupialier mit denen der Placentaler, als eine offene zu betrachten. Wie sehr die Ansichten hierüber von einander abweichen, von ältern Anschauungen abgesehen, ergibt sich aus Folgendem.

Nach LECHÉ¹⁾ giebt es bei den Beutelthieren drei Dentitionen. Die erste, die von ihm zuerst nachgewiesene prä lacteale, von niedern Thieren ererbt, durchbricht nicht das Zahnfleisch und findet sich nur im vordern Kiefertheile; die zweite wird durch $Pd3$ und die persistirenden Zähne mit Ausnahme des $P3$ repräsentirt und ist den Milchzähnen der höhern Säuger homolog. $P3$ sowie die Schmelzkeime, welche beim jugendlichen Thiere lingualwärts von dem entwickelten Gebiss sich befinden, sind Anlagen einer Dentition, die der permanenten der übrigen Mammalia entspricht und nach ihm in progressiver, nicht regressiver Entwicklung begriffen ist.

Dieser Ansicht hat sich neuerdings auch RÖSE²⁾ angeschlossen, während KÜKENTHAL³⁾, welchem das Verdienst zukommt, zuerst die

1) 4, p. 150.

2) 7, p. 509, und 8, p. 587.

3) 2, p. 664, 665, und 3, p. 656.

Anlagen lingualwärts von dem persistirenden Gebiss als Homologa der permanenten Zahngeneration der Placentaler nachgewiesen zu haben, diese Schmelzkeime als regressive Bildungen deutet. WOODWARD ¹⁾ ist betreffs der prälactealen Zähne zu demselben Resultat wie LECHÉ gekommen, aber von den Molaren behauptet er, man müsse sie zu der zweiten Dentition rechnen.

Zu ganz andern Ergebnissen wiederum sind neuerdings WILSON u. HILL gekommen. Nach diesen Forschern ²⁾ sind die persistirenden Zähne dem permanenten Gebiss der übrigen Säuger homolog, der *Pd3* ist ein wirklicher Milchzahn; die nach LECHÉ's Vorgang als prälacteale Zahnkeime aufgefassten Bildungen sind verkümmerte Milchzähne, Anlagen eines Ersatzgebisses kommen nicht vor, indem die lingualwärts gelegenen Anschwellungen der Schmelzleiste keine rudimentären Schmelzkeime sind, sondern nur völlig indifferente Reste der Schmelzleiste darstellen ³⁾. Dieselbe Ansicht ist neuerdings auch von TIMS ⁴⁾ ausgesprochen.

Es schien mir nun in erster Linie in Veranlassung dieser letztern Untersuchungen, auf die wir im Folgenden näher eingehen werden, wünschenswerth zu sein, an neuem Material zu prüfen, ob in der That die besagten Anlagen lingualwärts von den persistirenden Zähnen nur als blosse Abschnürungsproducte der Schmelzleiste, wie sie ja auch bei Placentaliern vorkommen, aufzufassen sind, oder ob hier, wie alle übrigen Verfasser annehmen, wirkliche Schmelzkeime, zu derselben Dentition wie *P3* gehörig, vorliegen. Durch Lösung dieser Aufgabe würden wir dann auch selbstverständlich Antwort auf die weitere Frage, wie die verschiedenen Dentitionen zu deuten sind, erhalten. Zu diesem Zweck habe ich im Zootomischen Institut der Stockholmer Hochschule Ober- und Unterkiefer von folgenden Thieren: *Petaurus sp.*, *Petaurus breviceps* und *Trichosurus sp.*, 2 Stadien, in lückenlose Schnittserien zerlegt und unter Anleitung meines Lehrers,

1) 11, p. 288, und 12, p. 470.

2) 10, p. 444, 445.

3) WILSON u. HILL sagen nämlich p. 445: „The lingually situated downgrowths of the dental lamina by the sides of the developing teeth are no rudimentary enamel-germs. They are merely portions of a quite indifferent “residual dental lamina” becoming liberated on differentiation of the permanent teeth from the parent lamina. The swelling of the distal portion of the downgrowth is a mere thickening of the free border of the residual lamina, and exhibits no differentiation which is really characteristic of the production of actual enamel-organs.“

4) 9.

Herrn Prof. Dr. W. LECHE, untersucht. Sowohl dafür, als auch für sein Interesse an meiner Arbeit und für das Material, das er mir gütigst überlassen hat, ist es mir eine Freude ihm hier meinen herzlichsten Dank darzubringen.

Ausserdem bin ich in der günstigen Lage gewesen, 2 Stadien des seltenen *Tarsipes rostratus* auf Schnitten untersuchen zu können; das eine, ein jugendliches Individuum, gehört dem Zootomischen Institut zu Stockholm an, das andere, ein Beutel-Junges, verdanke ich der grossen Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. T. TULLBERG in Upsala.

Es sei mir auch gestattet, Herrn Prof. R. COLLETT in Christiania für das freundliche Uebersenden von *Trichosurus* meiner Dankbarkeit zu versichern.

Petaurus sp.

Beuteljunges. Körperlänge 22 mm. Saugmund. Augen geschlossen. Zahnformel des erwachsenen Thieres: $Id \frac{3}{2} \quad Cd \frac{1}{0} \quad Pd \frac{3}{3} \quad M \frac{4}{4}$.

Oberkiefer.

Neben den 3 Schneidezähnen und dem Eckzahn ist die Schmelzleiste mehrfach unterbrochen vorhanden. Hinter *Cd* bildet sie ein Ganzes und hängt in einzelnen Schnitten mit allen Zahnanlagen ausser *Pd 3* zusammen. *Id 1* ist wie beim entwickelten Thier der grösste von den Incisiven. Sein Schmelzorgan ist glockenförmig mit Dentinkappe. Das freie Ende der Schmelzleiste endigt lingualwärts und ein wenig vor *Id 1* kolbig angeschwollen (*I 1*). *Id 2* verhält sich wie *Id 1* auch betreffs eines Ersatzzahns. Weniger entwickelt ist *Id 3*: er besteht nur aus einem kappenförmigen Schmelzkeim, durch die kleine Zahnpapille leicht eingekerbt. *Cd* steht auf demselben Entwicklungsstadium wie *Id 1* und besitzt die Anlage eines *C*. Von den 3 Prämolaren ist nur *Pd 3* verkalkt, ein Verhalten, welches von seiner künftigen Grösse beeinflusst wird. *P 3* ist knospenförmig, liegt lingualwärts von *Pd 3* und so weit vor ihm, dass er in den letzten Schnitten durch *Pd 2* zum Vorschein kommt (*Pd 2*, *P 3*, Fig. 1). Der erste Molar hat das glockenförmige Schmelzkeimstadium erreicht. Nach innen von ihm schwillt die Leiste an ihrem Ende knospenförmig an wie bei *Id 1*, *Id 2* und *Cd*. Die drei folgenden Molaren sind nur als Verdickungen der Leiste vorhanden, von concentrisch angeordneten Zellen umgeben.

Unterkiefer.

Die Schmelzleiste tritt überall deutlich hervor, obwohl mehr oder weniger durchlöchert, und hängt labialwärts von *Id 1* mit einem prä-

lactealen, verkalkten Zähnechen zusammen (*Pl, Id 1*, Fig. 2). *Id 1* ist der am meisten entwickelte Zahn: er hat sich völlig von der Leiste abgeschnürt, besitzt Dentin und Schmelz; die Schmelzpulpa ist beinahe resorbirt. *Id 2*, *Pd 1* und *Pd 2* stehen auf gleicher Entwicklungsstufe; alle haben den Zusammenhang mit der Leiste bewahrt; der Schmelzkeim ist glockenförmig, und bei jedem findet sich eine Knospe als Andeutung einer folgenden Dentition. *Pd 3* ist nahezu so ausgebildet wie der erste Schneidezahn; der Ersatzprämolare ist eine knospenförmige Anschwellung. Der erste Molar verhält sich ungefähr wie *Pd 3*, die 3 folgenden wie die 2 ersten Prämolaren.

Petaurus breviceps.

Beuteljungen. Länge vom Scheitel zur Schwanzwurzel 32 mm. Saugmund. Offene Augen. Einzelne Haare an der Schnauze, sonst nackt.

Oberkiefer.

Das untersuchte Thier ist so gross, dass man schon deshalb nicht erwarten kann, dass die Schmelzleiste ein Continuum bildet. So finden sich keine Reste derselben neben *Id 1* und *Id 2*. Die Anlagen dieser beiden Zähne sind weit entwickelt; sie liegen unmittelbar unter dem Mundepithel. Dentin und Schmelz sind schon reichlich vorhanden; die Schmelzpulpa ist ganz verschwunden. Von besonderem Interesse ist *Id 3*, der nicht dieselbe Grösse wie *Id 1* und *Id 2* erreicht; er ist auch beim erwachsenen Thier kleiner als die zwei ersten. Die Schmelzleiste bildet neben dem vordern Theil des *Id 3*, auf dessen lingualer Seite, in ihrem freien Ende, einen knospenförmigen Schmelzkeim (*I 3*, Fig. 3), welcher die erste Andeutung eines *I 3* ist. Ich betone ausdrücklich, dass dieser Schmelzkeim auf den ersten Schnitten durch *Id 3* sichtbar wird und dass weiter rückwärts in der Mitte des Zahnes die Leiste zwar vorhanden, aber durchaus nicht angeschwollen, sondern vielmehr verkümmert ist (*sl*, Fig. 4). Aus der Figur erhellt, dass die Schmelzpulpa und das äussere Epithel des *Id 3* sich theilweise rückgebildet haben und dass von den embryonalen Gebilden nur das innere Schmelzepithel völlig erhalten ist. Die Lage der Ersatzzahnanlage ein wenig vor dem Milchzahn ist schon von KÜKENTHAL¹⁾, LECHE²⁾ und WOODWARD³⁾ hervorgehoben. Bemerkenswerth ist ferner,

1) 2, p. 664.

2) 4, p. 85, 86, 97, und 5, p. 522.

3) 11, p. 283, 284.

dass die Anlage des *I3* noch vorhanden und dass keine Reduction derselben eingetreten ist, obwohl *Id3* sich auf der genannten hohen Entwicklungsstufe befindet, d. h. bald zum Durchbruch reif ist. Dieser Befund scheint somit LECHE's ¹⁾ Auffassung zu besttigen, dass nmlich die Schmelzkeime der Ersatzzhne der Marsupialier sich in einem progressiven, nicht in einem regressiven Entwicklungszustande befinden. Der Eckzahn — *Cd* — ist auch verkalkt, die Schmelzpulpa grossten Theils resorbirt, durchlocherte Reste der Schmelzleiste sind in mehreren Schnitten vorhanden. Der vorderste Premolar ist mit Hartgebilden versehen und hngt in einzelnen Schnitten mit der Schmelzleiste zusammen, welche sich hier nicht ganz vom Mundepithel abgeschnrt hat. Ihr freies Ende ist zu einem knospenfrmigen Schmelzkeim angeschwollen, der Anlage eines *P1*. Der folgende Zahn, *Pd2*, entbehrt jeder Andeutung einer Ersatzzahnanlage (*P2*), steht brigens auf derselben Entwicklungsstufe wie *Pd1*. *Pd3* ist den 2 vorhergehenden Premolaren ein wenig in der Ausbildung vorangeeilt, indem er mehr als diese verkalkt ist, alle Spuren von Schmelzpulpa verloren hat und an seiner lingualen Seite einen knospenfrmigen Schmelzkeim, den sptern *P3*, besitzt (*P3*, Fig. 5). Dieser Zahnkeim legt sich wie diejenigen neben *Id3* und *P1* ein wenig vor seinem Vorgnger an. Die 4 Molaren sind smmtlich angelegt; die 2 ersten sind verkalkt und besitzen knospenfrmige Ausbuchtungen als Andeutung des Auftretens einer folgenden Dentition (*M'*, Fig. 6). Da die Ersatzkeime neben *Id3*, *Pd1*, *Pd3*, *M1* und *M2* (Fig. 3, 5 u. 6) sich auf demselben Entwicklungsstadium befinden und sich in vollkommen gleichartiger Weise sowohl zur Schmelzleiste als auch zu den betreffenden Milchzhnen verhalten, so sprechen also alle ontogenetischen Thatsachen dafr, dass sie zu derselben Zahngeneration gehren. Da nun aber *P3* von allen Forschern zum Ersatzgebiss gerechnet wird, so mssen auch die neben *Id3*, *Pd1*, *M1* und *M2* beobachteten Keime zu diesem gerechnet werden. Ferner findet auch LECHE's ²⁾ Auffassung der Molaren als zur sog. Milchdentition gehrig in dem vorliegenden Befund eine Besttigung. Und schliesslich: dass die lingualwrts von den Milchzhnen gelegenen Anschwellungen keine einfachen Abschnrungsproducte sind, wie WILSON u. HILL wollen, geht daraus hervor, dass der Schmelzkeim, aus welchem factisch *P3* hervorgeht,

1) 4, p. 105, und 5, p. 526.

2) 4, p. 146.

auf derselben Entwicklungsstufe wie die übrigen steht und sich zum *Pd3* ganz so wie diese zu ihren respectiven Vorgängern verhält.

Der dritte Molar ist nur an der Spitze verkalkt, und oberflächlich von ihm tritt *M4* als eine knospenförmige Bildung auf (*M3*, *M4*, Fig. 7 u. 8). Dass dieser *M4* ist und nicht die Anlage eines Ersatzzahnes, ergibt sich daraus, dass er nicht vor *M3*, sondern an dessen hinterstem Theil liegt. Diese Lage des *M4* stimmt mit dem Verhalten bei den Placentaliern überein, bei welchen nach LECHE¹⁾ der hinterste Molar in Folge der Kürze des Kiefers oberflächlich von dem vorhergehenden angelegt wird.

Unterkiefer.

Die Zähne in diesem Kiefer sind im Vergleich mit denjenigen des Oberkiefers mehr ausgebildet. Zwar hat keiner das Zahnfleisch durchbrochen; doch sind Schmelzpulpa und alle Reste der Schmelzleiste bei *Id1*, *Id2* und *Pd1* völlig zu Grunde gegangen. Der Wurzeltheil des *Id1* ist besonders gross und erstreckt sich so weit rückwärts, dass er bis zur vordersten Hälfte des ersten Molars reicht. *Pd2* verhält sich wie die vorigen in Bezug auf die Leiste, entbehrt aber aller Hartgebilde. Erst an *Pd3*, der sich übrigens auf derselben Entwicklungsstufe wie *Pd1* befindet, wird eine Schmelzleiste angetroffen, was mit einer Angabe von LECHE²⁾ übereinstimmt, welcher Forscher hervorhebt, dass sie länger persistirt und auch länger mit dem Mundepithel in Verbindung neben denjenigen Zähnen steht, bei welchen ein Zahnwechsel vorhanden ist, als neben solchen, welche keine Nachfolger besitzen. So schwillt hier die Leiste an, den glockenförmigen Schmelzkeim des *P3* bildend. Zwischen *Pd3* und den Molaren findet sich ein Diastema, das später durch das starke Wachsthum von *P3* und *M1* ausgefüllt wird und in welchem sich Reste von der Schmelzleiste finden. Die 2 vordersten Molaren sind verkalkt, die beiden hintersten nicht. Im Gegensatz zu dem Verhalten im Oberkiefer sind hier keine Ersatzzahnanlagen vorhanden.

Trichosurus sp. Stadium A.

Beuteljunge. Körperlänge vom Scheitel zur hintern Körperrundung 32 mm. Saugmund. Unbehaart. Augen geschlossen. Vorderzehen mit Krallen und mehr entwickelt als die Hinterzehen.

Zahnformel: $Id \frac{3}{2} \quad Cd \frac{1}{0} \quad Pd \frac{2}{2} \quad M \frac{4}{4}$.

1) 4, p. 147, und 5, p. 514.

2) 4, p. 134.

Oberkiefer.

Die Schmelzleiste erhlt sich durch die ganze Kieferlnge und hat ihre Verbindung mit dem Mundepithel vllig bewahrt. Die vorderste Zahnanlage *Id 1* ist auf den meisten Schnitten mit der Leiste verbunden und besteht aus einem knospenfrmigen Schmelzkeim. Von Wichtigkeit ist ein labialwrts von *Id 1* gelegener Zahnkeim, welcher von einer Dentinscherbe und einem kleinen Schmelzkeim von zwei Zellschichten gebildet wird, von einem Zahnsckchen umgeben. Sowohl die Lage, labialwrts von *Id 1*, als die hohe Entwicklung lehren, dass dieses Zhnchen zu einer ltern Dentition als *Id 1* gehrt und zu dem prlactealen Gebiss gerechnet werden muss. Es ist von der Schmelzleiste losgetrennt; doch einige Schnitte weiter rckwrts zweigt sich ein labialer Schenkel von derselben ab, mit welchem besagter Zahnkeim deutlich in Verbindung gewesen ist. Die Leiste ist darauf in zwei Schenkel gespalten, einen lingualen und einen labialen (*lg*, *sl* u. *lb*, *sl*, Fig. 9), welche an verschiedenen Stellen ungleich tief sind. Mit dem labialen Schenkel stehen noch 2 prlacteale Zahnanlagen in Verbindung, nmlich neben *Id 2* und *Id 3*, von denen die vordere nur aus einer knospenfrmigen Anschwellung des genannten Schenkels besteht, whrend die hintere oder der dritte prlacteale Schneidezahn besonders wohl ausgebildet ist, verkalkt, noch keine Reduction erlitten hat und mit dem sehr breiten Schmelzleistenschenkel zusammenhngt, welcher durch seine Form stark an die Schmelzleiste bei den Reptilien erinnert (*Pl. Id 3*, Fig. 10). *Id 2* ist nur durch einen kappenfrmigen, *Id 3* durch einen knospenfrmigen Schmelzkeim reprsentirt, welche mit der Leiste vereinigt sind. Hinter *Id 3* wird diese wieder einheitlich. *Cd* befindet sich auf dem kappenfrmigen Stadium mit einer kaum differenzirten Zahnpapille. Vor und hinter dem Eckzahn ist ein Diastema vorhanden. Obwohl bei dem entwickelten Thier nur 2 Prmolaren gefunden werden, treten doch hier deren 3 als ebenso viele knospenfrmige Ausbuchtungen der Leiste auf, welche nahezu von derselben Grsse sind. Die weitere Entwicklung bei *Pd 3*, die ich bei den von mir untersuchten *Petaurus breviceps* und *Petaurus sp.* gefunden habe, beruht also darauf, dass *Pd 3* sich in einem raschern Tempo als *Pd 1* und *Pd 2* entwickelt, aber nicht auf einer zeitigern Anlage, was sich aus den Figg. 11 und 12 (*Pd 2*, *Pd 3*)ergiebt; dies hngt offenbar damit zusammen, dass die zwei ersten Prmolaren klein sind und nie dieselbe Grsse wie *Pd 3* und *P 3* erreichen. Sie werden auch von FLOWER u. LYDEKKER ¹⁾ als klein und rudimentr

1) 1, p. 149.

beschrieben. Das Vorkommen dreier Prämolaren bei *Trichosurus* beweist, dass einer vergleichsweise spät verloren ist, wie LECHE¹⁾ bei dem von ihm untersuchten Beuteltungen betont. Nur 2 Molaren sind angelegt. Der vordere — *M1* — ist die einzige Zahnanlage, die auf dieser Entwicklungsstufe Zahnbein und Schmelz besitzt; die Schmelzpulpa ist gross, und nur das äussere Epithel derselben hat eine schwache Reduction erlitten. Neben dem vordersten Theil des *M1* endigt das freie Ende der Schmelzleiste mit einer kolbigen, schmelzkeimartigen Anschwellung. Am *M2* giebt die Schmelzleiste einen labialen Schenkel ab, der an seiner Spitze leicht verdickt ist (*lb, sl*, Fig. 13). Dieser Befund ist von besonderm Interesse, weil man Anlagen der prälactealen Dentition bisher nur im vordern Kiefertheil gefunden hat. Bei dem vorliegenden *Trichosurus* sind also mehr Reste eines Vormilchgebisses vorhanden als bei dem von WOODWARD²⁾ beschriebenen, denn er fand solche nur neben *Id3* und *Pd1*, aber keiner war verkalkt.

Unterkiefer.

Die Schmelzleiste ist nur über dem vordern Theil des *Id1* und dem hintern des *M2* stellenweise vom Mundepithel losgetrennt, sonst überall wie im Oberkiefer mit demselben in Verbindung. *Id1* ist die am weitesten entwickelte unter den Zahnanlagen; das kappenförmige Schmelzorgan umgiebt eine mit unveränderten Zellen gefüllte Pulpa. Lingualwärts und an dem vordern Theil des Zahnes ist die knospenförmige Anlage eines Ersatzzahnes, eines *I1*, vorhanden. Hier wie im Oberkiefer tritt ein labialer Schenkel der Schmelzleiste auf, aber nur neben *Id1*, und besitzt eine schwache Anschwellung, die zu einer frühern Dentition als die persistirende gehört. WOODWARD²⁾ beschreibt prälacteale Zähne neben *Id1* und *Id2*; von dem letztern habe ich keine Reste gesehen. Die folgenden Anlagen sind wenig ausgebildet: der Schmelzkeim des *Id2* steht auf dem knospenförmigen und diejenigen der 2 Prämolaren auf dem kappenförmigen Stadium; alle sind von einander durch grosse Zwischenräume getrennt. Jede Spur eines *P3* fehlt. Nur 2 Prämolaren, nicht 3, welche Anzahl von LECHE³⁾ in den beiden Kiefern von *Trichosurus* und von mir im Oberkiefer beobachtet wurde, sind vorhanden. Die 2 ersten Molaren sind angelegt, beide unverkalkt.

1) 4, p. 96.

2) 11, p. 289.

3) 4, p. 94.

Trichosurus sp. Stadium B.

Beuteljunges. Körperlänge 50 mm. Nur an der Schnauze einige Haare, sonst nackt. Saugmund.

Oberkiefer.

In diesem Stadium beginnt die Resorption der Schmelzleiste: neben den Schneidezähnen und den Molaren ist sie durchlöchert, steht auf einigen Schnitten mit den Zahnanlagen, auf andern mit der Schleimhaut der Mundhöhle in Verbindung, und nur über dem Eckzahn und den Prämolaren hat sie die Vereinigung sowohl mit den Zahnkeimen als mit dem Epithel bewahrt. Die 2 ersten Incisiven besitzen Zahnbein und Schmelz; *Id3* hat nicht dieselbe Entwicklungsstufe erreicht, sondern steht auf dem glockenförmigen Schmelzkeimstadium. Lingualwärts tritt die Anlage eines Ersatzzahnes als eine Knospe auf, welche in dem Stadium A nicht gebildet war. Wie *Id3* verhalten sich *Cd* und *Pd1*, jedoch ohne Zeichen einer folgenden Dentition. *Pd2* hat sich als ein kappenförmiger Schmelzkeim erhalten, und neben demselben ist ein labialer Schenkel der Schmelzleiste vorhanden, als der letzte Rest des im Stadium A reichen Vormilchgebisses. *Pd3* ist ebenso weit wie *Id1* entwickelt, und auf seiner lingualen Seite und neben seinem vordersten Theil liegt *P3* als eine knospenförmige Anschwellung der Leiste. Der erste Molar hat sich im Vergleich mit dem Verhalten im Stadium A wenig vergrößert; die Anlage eines Schmelzkeims ist lingualwärts deutlich differenzirt; die folgenden sind noch nicht entwickelt.

Unterkiefer.

Die Schmelzleiste hat sich vom Epithel abgeschnürt, hängt aber mit den Zahnanlagen zusammen. *Id1* verhält sich in Bezug auf seine Entwicklung wie der entsprechende Zahn im Oberkiefer und besitzt wie im Stadium A die Anlage eines *I1*. *Id2*, *Pd1* und *Pd2* entbehren der Harttheile, der Schmelzkeim des *Id2* ist glockenförmig, diejenigen der zwei Prämolaren kappenförmig. Von Wichtigkeit ist das Auftreten des *Pd2*, welcher im Stadium A nicht gefunden wird und durchaus rudimentär ist. Wenn bei den Phalangerinen eine Reduction in der Anzahl der 3 Prämolaren vorkommt, ist es somit offenbar der mittlere derselben, welcher schwindet. *Pd3* hat eine hohe Entwicklung erreicht, ist stark verkalkt und vollständig von der Schmelzleiste abgeschnürt. Mit dieser vereinigt tritt der

knospenförmige *P3* auf. Von den 3 angelegten Molaren ist nur der erste verkalkt.

Aus obiger Darstellung geht hervor:

I. Der ausfallende Prämolare — *Pd3* — gehört zu derselben Zahn-generation wie die übrigen Antemolaren, d. h. zum persistirenden Gebiss.

Nach meiner Untersuchung legen sich alle Antemolaren bei *Trichosurus* gleichzeitig an (Fig. 10, 11 u. 12), bestehen in diesem Stadium aus kolbig angeschwollenen Theilen der Leiste und zeigen also dasselbe Verhalten zur Schmelzleiste (Fig. 10, 12). Aber LECHE¹⁾ hat nachgewiesen, dass im Allgemeinen die Zähne zu derselben Dentition gehören, welche sich gleichzeitig oder beinahe gleichzeitig von der Schmelzleiste differenziren. Unter Zugrundelegung dieser Erfahrung würde *Pd3* der Phalangerinen, wie auch von KÜKENTHAL, LECHE und RÖSE angenommen wird, zum persistirenden Gebiss gerechnet werden.

Obgleich anfänglich die Prämolaren somit von fast gleicher Grösse sind (*Trichosurus*, Stadium A) und gleichzeitig angelegt werden, so geht doch im Laufe der Entwicklung die Uebereinstimmung verloren, indem die Anlage des (später bedeutend grössern) *Pd3* sich nothwendiger Weise, gerade weil er grösser als die andern wird, in einem raschern Tempo entwickeln muss (*Petaurus*, *Trichosurus*, Stadium B).

Aus dem Befund bei dem jüngsten *Trichosurus* ergibt sich auch, dass bei den hier untersuchten Thieren der ausfallende Prämolare — *Pd3* — nicht zu demselben Gebiss wie die von LECHE u. a. als prä-lacteale bezeichneten Zähne gerechnet werden kann, wie WILSON u. HILL²⁾ bei *Perameles* es gethan haben. Denn zwei von den prä-lactealen Schneidezähnen sind verkalkt, haben also eine hohe Entwicklung erreicht, wogegen ihre Nachfolger (Fig. 10), d. h. die persistirenden Incisiven, nur auf dem knospenförmigen Stadium oder auf demselben Stadium wie *Pd3* stehen (Fig. 12), weshalb man sowohl diese als *Pd3* zu derselben Zahn-generation zählen muss.

1) 4, p. 137.

2) 10, p. 444 u. a.

3) 10, p. 441 und 442.

Da WILSON u. HILL ihre Ansicht, dass der ausfallende Prämolare bei *Perameles* zu einer frühern Dentition als die persistirende gehört, darauf gründen, dass er der kleinste von den Backenzähnen ist ¹⁾ und früher als die übrigen Antemolaren angelegt wird, so muss man die Thatsache im Auge behalten, dass verkümmerte, früh ausfallende Zähne oft früher als grössere, persistirende zur Entwicklung gelangen. Die Verhältnisse bei dem Milcheckzahn des Oberkiefers von *Erinaceus europaeus* nach LECHE ¹⁾ beweisen dies. Sowohl *Cd* bei *Erinaceus* ²⁾ als *Pd3* bei *Perameles* ³⁾ sind klein, eilen in der Entwicklung allen andern Zähnen weit voran, durchbrechen das Zahnfleisch früher als diese und fallen auch zuerst aus. Es lässt sich ferner nachweisen, dass ein Zahn bisweilen früher als die übrigen derselben Dentition sich anlegen kann. So ist der erste Molar im Oberkiefer bei *Trichosurus*, Stadium A, die einzige Zahnanlage, die auf dieser Entwicklungsstufe verkalkt ist; die übrigen befinden sich alle in dem knospen- oder kappenförmigen Stadium; aber Niemand zählt ihn zum Vormilchgebiss — vielmehr werden die Molaren von WOODWARD sogar zum Ersatzgebiss gerechnet — und doch ist er früher als die Antemolaren angelegt worden.

Die meisten Forscher — KÜKENTHAL, LECHE, RÖSE, WOODWARD — betrachten die knospenförmigen Anschwellungen des tiefen Endes der lingualen Seite der Schmelzleiste als Anlagen des Ersatzgebisses, und wie oben nachgewiesen ist, treten z. B. bei *Petaurus breviceps* im Oberkiefer neben *Id3*, *Pd3*, *M2* u. a. (Fig. 3, 5 u. 6) knospenförmige Ersatzzahnanlagen auf, welche gleichzeitig angelegt sind und dasselbe Verhalten zu der Schmelzleiste zeigen. Aber die Knospe neben *Pd3*, welche sich später zu *P3* entwickelt, verhält sich auf diesem Stadium ganz wie die übrigen; sie muss also dem Ersatzgebiss angehören.

II. Zähne, die dem bleibenden Gebiss der placentalen Säuger entsprechen, werden angelegt; nur *P3* entwickelt sich, die übrigen werden resorbiert.

Uebereinstimmend mit den Angaben von KÜKENTHAL, LECHE, RÖSE und WOODWARD über ein Ersatzgebiss bei den Marsupialiern sind bei den hier untersuchten Thieren Anlagen einer dritten Dentition vorhanden; vergleiche oben die Befunde bei *Petaurus breviceps*, *Petaurus*

1) 4, p. 31.

2) 4, p. 28 und 30.

3) 10, p. 456, 487, 504, 505 und 506.

sp. und *Trichosurus*. Aber von dieser Zahngeneration kommt nur der dritte Prämolare zur vollen Entwicklung. Bemerkenswerth ist der Platz des Ersatzzahnes: er wird constant vor seinem Vorgänger angelegt. Dieses Verhalten ist schon von KÜKENTHAL, LECHE, RÖSE und WOODWARD beobachtet; siehe oben. Aber im Gegensatz zu WILSON u. HILL, welche behaupten, dass „the swelling of the distal portion of the downgrowth is a mere thickening of the free border of the residual lamina, and exhibits no differentiation, which is so characteristic of the production of actual enamel organs“¹⁾, bin ich bei den von mir untersuchten Marsupialiern zu der Ansicht gekommen, dass diese knospenförmigen Erweiterungen der Leiste nur vor einem Zahn vorkommen, und dass neben und zwischen den Zähnen die Leiste nicht angeschwollen ist, sondern ihre gewöhnliche Breite besitzt. Es kann somit nicht eine undifferenzierte Ersatzleiste vorliegen; im Gegentheil ist die Schmelzleiste differenziert, oder mit andern Worten: weil diese Knospen stets in ganz bestimmten Beziehungen zu den persistirenden Zähnen auftreten, bekunden sie sich als Anlagen der Zähne, von welchen nur *P3* sich entwickelt, nicht einfach als unreducirte Theile der Schmelzleiste.

III. Das Ersatzgebiss ist wahrscheinlich in progressiver, nicht in regressiver Entwicklung begriffen.

Unter den Thatfachen, die für diese Behauptung sprechen, betont LECHE²⁾ besonders, dass die Ersatzzahnanlagen sich so auffallend lange erhalten. Ein Beispiel hierfür liefert auch *Petaurus breviceps*, wo noch Andeutungen der dritten Zahngeneration erhalten sind, obwohl die zweite sehr entwickelt ist. Vergleiche Fig. 3, 5 und 6.

IV. Eine prälacteale Dentition kommt nicht nur im vordern Kiefertheil, sondern auch neben den Molaren vor.

Reste eines Vormilchgebisses sind schon oft bei mehreren Beuteltieren gefunden, aber bisher nur neben den Antemolaren. Bei *Trichosurus* findet sich jedoch eine deutliche Spur dieser Zahngeneration im Oberkiefer auch neben dem zweiten Molar, theils in Form eines labialwärts gerichteten Schenkels der Schmelzleiste, theils als eine deutliche Anschwellung des Endes des genannten Schenkels (Fig. 13).

1) 10, p. 445.

2) 4, p. 105.

Vielleicht ist die Verkümmernng neben den Molaren in Folge ihrer Grösse früher und vollständiger als neben den kleinen Antemolaren eingetreten.

Ich habe zwei junge Stadien des durch ein besonders retrogrades Zahnsystem ausgezeichneten *Tarsipes rostratus* untersucht, um nach Spuren des einstmaligen reichern Gebisses zu forschen.

Tarsipes rostratus. Stadium A.

Beuteljunge. Körperlänge 14 mm. Saugmund. Nicht behaart. Augen geschlossen. Zahnformel beim erwachsenen Thier nach FLOWER u. LYDEKKER ¹⁾ $I \frac{2}{1} C \frac{1}{0} P$ und $M \frac{3}{2}$ oder $\frac{4}{3}$ und nach PARKER ²⁾ $I \frac{2}{1} C \frac{1}{0} Pm ? \frac{1}{0} M \frac{2}{2}$.

Oberkiefer.

In den vordersten Schnitten fehlt die Schmelzleiste, tritt aber später als eine breite, wenig tiefe Ektodermeinstülpung hervor, welche man, so weit Zahnanlagen vorkommen, verfolgen kann, obwohl sie zwischen einigen von diesen ganz resorbirt ist. Sechs Zahnanlagen sind vorhanden. Die Schmelzorgane der 2 Incisiven stehen auf dem kappenförmigen Stadium. Der Eckzahn ist grösser als diese und durch eine weite Lücke von ihnen getrennt. Sein Schmelzkeim ist glockenförmig und wie diejenigen der Schneidezähne mit dem Ektoderm der Mundhöhle in Verbindung. Die drei folgenden Zahnanlagen bestehen aus einem kappenförmigen Schmelzkeim; ob sie sich von der Schmelzleiste losgetrennt haben oder nicht, muss ich dahingestellt sein lassen.

Unterkiefer.

Wie im Oberkiefer findet sich eine breite, aber niedrige Schmelzleiste, welche neben dem grossen Schneidezahn verkümmert ist. Dieser ist die grösste und die in der Entwicklung am meisten vorgeschrittene von den beiden Zahnanlagen. Eine starke Dentinkappe hat sich ausgeschieden; auch Schmelz hat sich gebildet; die Schmelzpulpa ist von den gewöhnlichen, sternförmigen Zellen angefüllt; das innere Epithel besteht aus langen, schmalen Zellen, das äussere aus kurzen, cubischen.

1) 1, p. 149.

2) 6, p. 4.

Nach hinten vom Wurzeltheil des Zahnes tritt die Schmelzleiste wieder zum Vorschein als eine auf Frontalschnitten ovale, von Cylinderzellen begrenzte Epithelwucherung. Kurz vor ihrem Aufhören schwillt sie knospenförmig auf, um das Auftreten eines Backzahnes zu kennzeichnen.

Weder im Ober- noch im Unterkiefer habe ich Vormilchzähne oder Anlagen eines Ersatzgebisses gefunden.

Stadium B.

Junges Thier. Körperlänge 34 mm.

Oberkiefer.

Die 2 Schneidezähne, der Eckzahn und die 3 Backenzähne, die in dem jüngern Stadium angetroffen werden, haben sich weiter ausgebildet. Sie haben das Zahnfleisch nicht durchbrochen und sind auch mit dem Kieferknochen nicht verwachsen, aber alle sind von derselben Grösse, und in allen haben Schmelz und Zahnbein sich abgesetzt. Von den embryonalen Gebilden ist nur das innere Epithel übrig, und dessen Zellen haben die cylindrische Gestalt verloren und eine ovale angenommen. Alle Zähne sind kegelförmig, und die Backenzähne können weder nach dem allgemeinen Habitus noch nach einer Verschiedenheit in der Zeit ihrer Anlage in Prämolaren und Molaren eingetheilt werden. Keine Spuren einer Schmelzleiste oder einer zweiten Dentition finden sich neben diesen Zähnen; erst hinter dem 3. Backenzahn tritt die Leiste auf und bildet den knospenförmigen Schmelzkeim eines 7. Zahnes. Nach der Angabe von FLOWER u. LYDEKKER¹⁾ sind bei einem Schädel im Museum of the Royal College of Surgeons 4 Backenzähne in der einen und 3 in der andern Seite vorhanden; ich aber habe 4 auf beiden Seiten bei diesem Exemplar gesehen.

Unterkiefer.

Hier hat der Incisivus die Schleimhaut durchbrochen und ist mit dem Knochen in Verbindung getreten. Im Wurzeltheil kann man noch Spuren des innern Schmelzepithels als eine Reihe abgeplatteter Zellen finden. Oberflächlich von der Wurzel fängt eine Epithelwucherung an, die weiter nach hinten sich in die Schleimhaut einsenkt und sich als eine Schmelzleiste bekundet. Wie auf dem vorigen Stadium erreicht sie eine bemerkenswerthe Breite. Von ihr hat sich der 1.

1) 1, p. 149.

Backenzahn abgeschnürt (*Bz 1*, Fig. 14), welcher sicherlich dem im jüngern Stadium vorkommenden knospenförmigen Schmelzkeim entspricht. Obwohl er viel später als der Schneidezahn angelegt ist, hat er dieselbe Ausbildung erlangt, ohne das Zahnfleisch zu durchbrechen. Dicht hinter ihm trifft man den 2. Backenzahn an, welcher mit der Schmelzleiste zusammenhängt und aus einem glockenförmigen Schmelzkeim besteht (*Bz 2*, Fig. 15 u. 16). Eine Andeutung eines dritten Zahnes habe ich in keiner von den beiden Unterkieferhälften gefunden.

Aus dieser Beschreibung ergibt sich, dass das Zahnsystem von *Tarsipes rostratus* im Vergleich mit demjenigen von *Petaurus* und *Trichosurus* eine durchgreifende Reduction erlitten hat. Durch diese ist die Anzahl und die Form beeinträchtigt, denn im Oberkiefer sind die Schneidezähne von 3 (*Petaurus*) auf 2 und die Backenzähne von 7 (*Petaurus*) auf 3 resp. 4 reducirt, und im Unterkiefer treten nur 3 resp. 4 Zähne anstatt 9 bei *Petaurus* auf. Indem die Zähne ausser Function gesetzt wurden, hat sich auch die Form verändert. Aber auch die Zahngenerationen hat die Verkümmernng beeinflusst, indem wenigstens bei den hier untersuchten Exemplaren kein Zahnwechsel beobachtet ist. Weder ein Vormilchgebiss noch ein Ersatzgebiss, nicht einmal ein *P3* tritt auf. Im Unterkiefer hat sich der grosse Incisivus erhalten; er functionirt nach PARKER¹⁾ vielleicht beim Zerreißen der Blumen. Bemerkenswerth ist die angetroffene breite Schmelzleiste, welche nur 3 resp. 4 Zähne hervorbringt. Ihr Vorkommen macht es wahrscheinlich, dass die Reduction später im Unter- als im Oberkiefer geschehen ist, aber dann um so viel rascher. Die ungewöhnliche Breite der Leiste, die an diejenige der Reptilien und Knochenfische erinnert, ist jeden Falls dadurch bedingt, dass ein verhältnissmässig kleiner Theil derselben für die Anlage der Zähne verwendet wird; ich erinnere an das Verhalten bei *Desmodus* und *Phocidae*, wo LECHE²⁾ ebenfalls einen besonders breiten Schmelzleistenrest nachgewiesen hat: die Zähne als fertige Gebilde fallen früher der regressiven Entwicklung anheim als ihre Ursprungsstätte, die Schmelzleiste.

Stockholm, im Mai 1898.

1) 6, p. 4.

2) 4, p. 78 und 68.

Literaturverzeichnis.

1. FLOWER and LYDEKKER, An introduction to the study of Mammals, London 1891.
 2. KÜKENTHAL, Das Gebiss von Didelphys, ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Beutelhiergebisses, in: Anat. Anz., Jg. 6, 1891.
 3. —, Zur Dentitionenfrage, *ibid.*, V. 10, 1895.
 4. LECHE, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere. 1. Theil: Ontogenie, Stuttgart 1895.
 5. —, Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren, in: Morph. Jahrb., V. 19, 1892.
 6. PARKER, On the skull of *Tarsipes rostratus*, in: Studies Mus. Zool. Univ. Coll. Dundee.
 7. RÜSE, Beiträge zur Zahnentwicklung der Edentaten, in: Anat. Anz., V. 7, 1892.
 8. —, Das Zahnsystem der Wirbelthiere, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 4, 1894.
 9. TIMS, Notes on the dentition of the dog, in: Anat. Anz., V. 11, 1896.
 10. WILSON and HILL, Observations upon the development and succession of the teeth in *Perameles*; together with a contribution to the discussion of the homologies of the teeth in Marsupial animals, in: *Quart. J. micr. Sc.*, 1896.
 11. WOODWARD, On the teeth of the Marsupialia, with especial reference to the premilk dentition, in: Anat. Anz., V. 12, 1896.
 12. —, Contributions to the study of the Mammalian dentition, in: *Proc. zool. Soc. London*, 1893.
-

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

- Bz 1* Erster Backenzahn im Unterkiefer von *Tarsipes rostratus*, Stadium B.
Bz 2 Zweiter Backenzahn im Unterkiefer von *Tarsipes rostratus*, Stadium B.
I 3 Anlage des Ersatzzahnes des dritten persistirenden Incisivus.
Id 3 Der dritte persistirende Incisivus.
k Knochen.
lb, sl Labialer Schenkel der Schmelzleiste.
lg, sl Lingualer Schenkel der Schmelzleiste.
M'' Anlage eines Ersatzzahnes des 2. Molars.
M 2 Der 2. Molar.
M 3 Der 3. Molar.
M 4 Der 4. Molar.
P 3 Anlage des Ersatzprämolars.
Pd 2 Der zweite persistirende Prämolars.
Pd 3 Der dritte ausfallende Prämolars.
Pl, Id 1 Prälaetealer Zahn neben dem 1. Incisivus.
Pl, Id 3 Prälaetealer Zahn neben dem 3. Incisivus.
sl Schmelzleiste.

Die Abbildungen sind mit Hilfe der Camera lucida ausgeführt und so geordnet, dass die rechte Seite vom Leser der labialen Fläche und die linke der lingualen entspricht. Vergrößerung: 40.

Tafel 18.

Fig. 1. *Petaurus sp.*, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den hintersten Theil des *Pd 2* und die Anlage des *P 3*.

Fig. 2. *Petaurus sp.*, Unterkiefer. Frontalschnitt durch einen prälaetealen Schneidezahn, labialwärts von *Id 1* gelegen.

Fig. 3. *Petaurus breviceps*, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den vordern Theil des 3. persistirenden Incisivus nebst der knospenförmigen Anlage seines Ersatzzahnes.

Fig. 4. *Petaurus breviceps*, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den mittlern Theil desselben Zahnes, um die gewöhnliche Form der Schmelzleiste zu zeigen.

Fig. 5. *Petaurus breviceps*, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den vordern Theil des *Pd 3* und die Anlage des *P 3*.

Fig. 6. *Petaurus breviceps*, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den vordern Theil des 2. Molars und die knospenförmige Anlage seines Ersatzzahnes.

Fig. 7. *Petaurus breviceps*, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den hintersten Theil des 3. Molars — nur die Schmelzpulpa getroffen — und die Anlage des 4. Molars.

Fig. 8. *Petaurus breviceps*, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den 4. Molar.

Fig. 9. *Trichosurus sp.*, Stadium A, Oberkiefer. Frontalschnitt durch das Diastema zwischen *Id 3* und *Cd*, um die Spaltung der Schmelzleiste in einen labialen und einen lingualen Schenkel zu zeigen.

Fig. 10. *Trichosurus sp.*, Stadium A, Oberkiefer. Frontalschnitt durch *Id 3* und seinen verkalkten Vorgänger, einen prälactealen Zahn.

Fig. 11. *Trichosurus sp.*, Stadium A, Oberkiefer. Frontalschnitt durch *Pd 2*.

Fig. 12. *Trichosurus sp.*, Stadium A, Oberkiefer. Frontalschnitt durch *Pd 3*.

Fig. 13. *Trichosurus sp.*, Stadium A, Oberkiefer. Frontalschnitt durch den 2. Molar und den labialen Schenkel der Schmelzleiste, der am Ende ein wenig angeschwollen ist.

Fig. 14. *Tarsipes rostratus*, Stadium B, Unterkiefer. Frontalschnitt durch den 1. Backenzahn und die Schmelzleiste.

Fig. 15. *Tarsipes rostratus*, Stadium B, Unterkiefer. Frontalschnitt 9 Schnitte weiter rückwärts. Derselbe Backenzahn und die erste Andeutung eines folgenden.

Fig. 16. *Tarsipes rostratus*, Stadium B, Unterkiefer. Frontalschnitt 9 Schnitte weiter rückwärts. Der 2. Backenzahn kaum mit der Schmelzleiste zusammenhängend.

The Maturation and Fertilization of the Egg of *Cerebratulus*.

By

Wesley R. Coe, New Haven, Connecticut.

With Plates 19—21.

While enjoying the privileges of the Zoological Station at Naples ¹⁾ during the spring of 1896, I obtained several series of preparations of the eggs of *Cerebratulus marginatus* RENIER. This is one of the largest species of Nemerteans found at Naples, and one which may always be obtained in abundance. Some of these preparations were so beautiful and showed the details of structure so clearly, that they gave promise of throwing additional light on some of the intricate problems connected with the maturation and fertilization of the egg. They seemed the more worthy of careful study because of the fact that no detailed account of the phenomena taking place within the egg previous to its cleavage had been given for any member of this group of worms.

As was to be expected, the general course of development of the egg up to the time of cleavage is found to agree closely with that of other animals; yet in certain details these eggs present features which are different from those described for any others.

Unfortunately, the eggs of *C. marginatus* are so opaque that it is impossible to follow the internal changes in the living egg, and

1) The writer is under obligations to Dr. ALEXANDER AGASSIZ and to Prof. ANTON DOHRN for the privileges afforded him at the Zoological Station at Naples, as well as to Prof. C. O. WHITMAN for the hospitality of the Marine Biological Laboratory at Woods Holl, Mass. It is likewise a pleasant duty to acknowledge the many valuable suggestions received from Prof. S. J. SMITH.

one must depend wholly upon stained sections. But the eggs of certain other species, as, for example, *Cerebratulus leidy* and *Micrura caeca* from New England, are so much more transparent that the general processes of maturation, fertilization, and early cleavage can be followed in a single living egg without the use of stains. By this means and by the use of acetic carmine, the interpretation of the structures found in the stained sections can often be confirmed. The extensive series of preparations which I have made of the eggs of these New England species were not nearly as beautiful, however, as those of *C. marginatus*. Consequently the following descriptions, except those which have reference to the living eggs, are based chiefly on preparations of the eggs of this last-named species, and from these most of the figures have been drawn.

Methods.

A certain difficulty in the study of the development of many of the large Heteronemerteans arises from the fact that they will not deposit their eggs in captivity¹). But this drawback is compensated for by the readiness with which their eggs lend themselves to artificial fertilization. To obtain material for artificial fertilization, it is only necessary to cut open the animals and allow their genital products to ooze out into the water. A large female is placed in a shallow dish of perfectly clear water, and a longitudinal slit is made in its dorsal surface on each side of the proboscis-sheath, and throughout a considerable portion of the body. If the eggs are fully ripe, the muscular contractions of the worm are sufficient to force them out into the water in great numbers. The eggs are allowed to settle for a minute or two when the water is replaced by fresh.

As many spermatozoa as are desired may be obtained by puncturing a ripe male in the back with a needle. It is much better to have too few spermatozoa than too many, for in the latter case some of the eggs are sure to be doubly fertilized and to develop abnormally. Eggs fertilized under these conditions develop readily until they reach

1) Large specimens (2—3 feet in length) of *Cerebratulus lacteus* VERRILL, which I have kept alive in the laboratory, retained their eggs for more than two months past the time when they are normally deposited. Finally the animals died without any perceptible change in their ova. It was impossible to determine whether their eggs were still capable of development as I had only females, and the males in the waters of the Sound had long since discharged all their spermatozoa.

the early pilidium-stage, which is in about three or four days. From this time on their development is irregular, and oftentimes, indeed, no further development whatever takes place, although the embryos may be kept alive for a period of two weeks or more.

Several series of eggs fertilized as above described were placed in various killing fluids at intervals of a few minutes from the time of fertilization until the first cleavage. Of these fluids both corrosive-acetic (2 % and 5 % acetic acid) and BOVERI's picro-acetic gave excellent results. After remaining for about five hours in the killing fluid, the eggs were washed for several days in repeated changes of 70 % alcohol, and finally placed in 80 % alcohol. When ready for imbedding they were made up into little packets, each wrapped in a piece of the cast off "skin" of a frog or of a salamander, according to the excellent method suggested by Prof. BOVERI¹⁾.

To obtain great clearness of detail it was found desirable to cut as thin sections as possible (3–6 μ) even though each egg was thereby cut into about twenty-five slices. Most of the important structures of the egg, however, are found in a very much smaller number of sections. The majority of these sections were stained with iron-haematoxylin after the usual manner. Preparations obtained by a preliminary staining for 12–24 hours in a strong aqueous solution of Bordeaux red, and a subsequent staining with iron-haematoxylin were the most beautiful of any. By this method the centrosomes, chromosomes, and granules of the cytoreticulum are colored dark blue or black, while the yolk-granules and centrospheres are colored red. Bleu de Lyon brings out the yolk-granules nicely.

1) This is a simple method of obtaining any desired number of loose eggs, or other small objects, in a neat little package for convenience in transferring from one fluid to another. A bit of the cast off "skin" (consisting usually of a single layer of epidermal cells) is spread out on a concave slide and saturated with alcohol of the same strength as that in which the eggs are preserved. A large number of eggs are then drawn up into a pipette. After a moment the eggs will settle at the lower end of the tube, and any desired number can be forced out on the little sheet of frog's epidermis. Two opposite edges of this sheet are folded over the eggs, and then the other two are brought together, twisted about each other, and run through with a very small pin to which a label is attached. This little bag with the eggs closely packed together at the bottom may now be lifted by the pin, transferred from one fluid to another, and imbedded with the greatest ease. The single layer of epidermal cells forms no hindrance in cutting the eggs.

The Living Egg.

The eggs of *Cerebratulus leidyi*¹⁾ can easily be obtained in abundance during the month of August, and develop readily for a period of six or eight days. The species is very common along the southern shores of New England, and is usually found at about half-tide in sheltered localities where there is a mixture of sand and mud.

The egg as it leaves the animal is somewhat irregular in shape, but soon acquires a nearly spherical form, and measures about 0,085 mm in diameter. The large germinal vesicle lies somewhat eccentrically near the middle of the egg. In about six minutes there is seen a pair of small indentations of the nuclear membrane. These appear on the side of the nucleus which is nearest the periphery of the cell, much as GRIFFIN (7) has described for *Thalassema*. So that at this early stage, and, perhaps indeed, even before the eggs leave the body of the parent, the cell possesses a marked polarity, and the plane of cleavage has already been more or less precisely determined. For here, as in many other animals, the plane of cleavage passes nearly through the point where the polar bodies are given off; this point is apparently determined within certain bounds by the side of the nucleus on which the pair of asters are formed, and their position is, in turn, dependent on the position of the eccentrically placed nucleus in the egg.

In each of the two indentations of the nuclear membrane above described, a delicate aster gradually becomes visible. These indentations increase in size with the growth of the asters, and the outline of the nuclear membrane becomes much fainter in their immediate vicinity, and gradually disappears. Up to this point the two asters have developed apparently independently of each other, but now the radiations of the two begin to meet and to form a central spindle between them. Meanwhile the remaining portion of the nuclear membrane disappears (although far distant from the aster-fibers) and the nuclear substance merges into the cytoplasm. The nucleolus becomes vacuolated and disappears. The amphiaster now rotates until it comes to lie in a radius of the egg, nearly at right angles to its former position, with one pole on the periphery. The surface of the egg bends inward slightly at the point of contact with the periphery²⁾,

1) VERRILL (27).

2) This shallow depression appears to be equally conspicuous in eggs which have been fertilized, and in those which have not.

and the chromosomes are arranged in an equatorial plate. I can conceive of no way of determining beforehand which of the two poles of the amphiaster is to be directed toward the periphery and, therefore, lost in the polar body, and can only believe that it is due to some chance difference in the relative position of the asters at an early stage of the formation of the spindle. If there is any individual difference in the chromosomes, any slight advantage in the position of one aster or the other may be of the greatest influence on the character of the future individual. These processes take place very rapidly, so that the first polar spindle is fully formed and in its definite position within twenty minutes after the egg is placed in water.

The egg develops up to this point whether it is fertilized or not, and the rapidity of the process seems likewise independent of the entrance of a spermatozoon into the egg. If the egg is not fertilized, it remains in this condition for several hours, and eventually degenerates. In eggs which have lain a very long time in water, the entrance of a spermatozoon does not cause that sudden reaction of the egg-cell which is apparently characterized in the fresh egg by the formation of a delicate membrane impervious to other spermatozoa. Therefore such eggs are entered by several spermatozoa, and development is irregular. They seem to have much less vitality, and are consequently less irritable, as O. and R. HERTWIG (10) and others have found to be the case when eggs are treated with dilute poisons or subjected to an abnormally high temperature. If a vitelline membrane is thrown off at the moment of the entrance of the spermatozoon, it is so exceedingly delicate in these eggs, and lies so closely in contact with the cell-substance that it is visible only at the point where the polar bodies are formed, and ordinarily cannot be distinguished at all. It thus happens that the polar bodies are usually lost during the process of cleavage, and the difficulty of following out the cell-lineage of the embryo is thereby greatly increased.

If the egg has been fertilized during the formation and rotation of the first polar spindle the slight indentation of the surface of the egg at its outer pole, as noticed above, disappears, and in its place a corresponding elevation is seen. The aster near the periphery of the egg diminishes in size and distinctness, while that of the opposite pole of the spindle becomes larger. The elevation of the surface increases in height until it forms a conspicuous projection, and into this the aster of the outer pole of the spindle passes, losing in its

progress the few short fibers remaining, so that it can no longer be seen. The projection now constricts off from the rest of the cell to form the first polar body. This process is completed in less than six minutes after the formation of the spindle, or in about twenty to twenty-six minutes after being placed in the water, provided the egg is fertilized at any time during the first fifteen minutes. The aster remaining in the egg loses its distinctness, and is soon replaced by two smaller asters. These lie obliquely to the surface, but soon assume a radial position corresponding to that occupied by the first polar spindle. A second, and smaller, polar body is formed in like manner to the first, and about eight minutes later. The egg is perceptibly flattened in the region of the polar bodies.

The aster of the second polar spindle remaining in the egg now loses its distinctness and in its centre, or slightly to one side, the vesicles which are to form the egg-nucleus make their appearance¹). As these vesicles fuse together the radiations about them are gradually absorbed, but only very slowly, so that ten or twelve minutes elapse after the separation of the second polar body before the last traces of the radiations have disappeared. During all this time the egg-nucleus changes its position but slightly, although it continues to increase in size.

The spermatozoon may enter the egg at any point, but in the great majority of cases this is somewhere on that side of the cell which lies opposite the region of the polar spindle. In eggs fertilized while the germinal vesicle is still intact, this rule holds good; for the position which the future polar spindle is to occupy is already roughly predetermined, as was noted above; so that in such eggs the spermatozoa usually enter in the region farthest from the eccentrically placed germinal vesicle.

It is usually ten to fifteen minutes after the entrance of the spermatozoon into the egg before its presence can be detected there. A series of delicate radiations then appear, sometimes as a single aster, more often as two. If but one, this soon divides, although the two asters usually remain in close proximity. In their immediate vicinity the sperm-nucleus can now be seen. Most commonly this lies on the side of the asters farthest from the centre of the egg, though this is not universally the case. The asters increase rapidly

1) The behavior of the chromosomes cannot be followed in the living egg.

in size, and move towards the center of the egg in company with the sperm-nucleus.

After the sperm-nucleus has reached a point near the centre, the egg-nucleus, which has remained nearly passive up to this time, likewise begins to move towards the centre of the egg or, more accurately, towards the sperm-nucleus. As the two germ-nuclei come in contact the sperm-asters separate to give them an opportunity to fuse completely. Both nuclei have increased greatly in size, and, as has been described for other eggs, both send out slight amoeboid processes from time to time. At the moment of union a large process is often sent out from each germ-nucleus, and the fusion of these is quickly followed by the fusion of the whole nuclei. It sometimes happens, as is shown in Fig. 50, that the pro-nuclei do not actually fuse, but merely lie close together without the absorption of the nuclear membrane between them.

When complete fusion occurs the process occupies some six or eight minutes after the nuclei lie side by side. It takes place about 55 minutes after the fertilization of the egg.

The behavior of the asters is the most noteworthy feature of the whole process of fertilization. At about 38 minutes after fertilization the germ-nuclei, as described above, lie near together with a pair of well developed asters (derived from the spermatozoon) lying between them in such a position that a line joining the asters would lie at right angles to a line joining the germ-nuclei. These asters increase still further in size until their radiations extend through a large part of the egg. As the germ-nuclei are about to fuse, however, these radiations suddenly begin to fade away, and by the time the fusion of the nuclei is completed, scarcely a trace of any aster is to be seen anywhere in the egg. The fusion of the nuclei usually takes place at a point between the polar bodies and the center of the egg, so that the egg-nucleus is required to move a very short distance only. After their fusion the cleavage-nucleus sometimes moves nearer the centre of the egg. This cleavage-nucleus, which usually has a perfectly smooth outline, elongates slightly in a direction at right angles to the axes of the former polar spindles, and in 5 to 8 minutes after the union of the germ-nuclei, or about one hour after the fertilization of the egg, a pair of delicate asters appear at its elongated extremities. The membrane of the cleavage-nucleus rapidly disappears with a corresponding increase in the size of the asters. In those cases in which the germ-nuclei do

not fuse, both nuclei elongate and the asters form between their extremities. The cleavage-spindle is then formed, the egg-cell elongates slightly, and a circular depression appears on the circumference of the egg passing nearly through the point where the polar bodies were given off, and at right angles to the axis of the cleavage-spindle. The egg elongates still more, and the depression deepens until the cell is completely divided. At a temperature of about 20°C the first segmentation is completed in less than one hour and ten minutes after fertilization¹). The resulting blastomeres are almost exactly equal in size. Only occasionally was one of them slightly larger than the other, so that this difference must be looked upon as accidental.

The large aster which passes into each blastomere rapidly disappears, and in its place a pair of small asters arise, side by side, near the oval nucleus. These pass to opposite ends of the nucleus, as is usual in such cases, and a cleavage spindle is formed. The division into four cells, all of which are again of very nearly equal size, takes place about 24 minutes after the first cleavage. The third cleavage occurs thirty minutes later; the fourth after some thirty five or forty minutes more, and after a further lapse of about fifty minutes, or in a little less than three and one-half hours after fertilization, the fifth division with its resulting 32 cells is completed.

The segmentation of these eggs conforms to the symmetrical, spiral type of cleavage, and on account of the great regularity with which the cell-divisions occur they offer an almost ideally perfect illustration of this type. The cells are so exceedingly clear and their outlines so sharp that they would be admirably adapted for the study of the cell-lineage of the embryo were it not for the fact that in the earlier stages they are all of so nearly the same size that the orientation of the egg is rendered very difficult. Nevertheless the cells at the two poles show peculiarities similar to those found in the Annelid and Polyclade eggs, so that it is reasonable to hope that by careful and extended study all the details of the cell-lineage may be worked out.

Gastrulation begins about seven and one-half hours after the eggs are fertilized, and in one and one-half hours more the embryos begin to swim.

1) If the eggs are allowed to remain in the water until the first polar spindle has formed before they are fertilized, the two-celled stage results in about 55 minutes after fertilization.

The third cleavage, which is distinctly right-handed, shows the first differentiation of the cells in regard to size, the upper four or those lying next to the polar bodies, being perceptibly larger than the lower four.

The eggs of *Micrura caeca*¹⁾ are very similar to those of *Cerebratulus leidy*, and are to be obtained at about the same time of the year. They are slightly larger than those of the latter species, measuring a trifle less than 0,1 mm in diameter. They develop a little more slowly and reach the 2-celled stage in about 1 hour and 20 minutes. The embryos may readily be kept alive for twelve or more days. As in *C. leidy* the upper four cells of the eight-celled stage are distinctly, though slightly, larger than the lower four.

*Lineus socialis*²⁾ matures its genital products in mid-winter. The eggs are sometimes deposited in confinement, and in such cases they are found on the bottom of the jar in irregular masses surrounded by a little mucus. The eggs measure 0,093–0,1 mm in diameter. They are much more opaque than those of *C. leidy*, and therefore not nearly so well adapted for the study of the living egg.

The eggs of *Cerebratulus lacteus*³⁾ are to be obtained in abundance during the month of March, and sometimes in April. Although the adult animals probably have the greatest bulk of any known Nemerteans, yet their eggs are but little larger than those of the species mentioned above. A single specimen yields an enormous number of eggs, but they are so opaque that the processes of maturation and fertilization cannot so easily be studied while living as those of some of the other species.

1) VERRILL, in: Trans. Connecticut Acad., V. 8, 1892. This species is sometimes associated with *Cerebratulus leidy*, but is more commonly found under stones, and in more sandy places than the latter. It is not rare on the shores of Buzzards Bay at Woods Holl, Mass., although it has been previously recorded only from Stony Creek, Conn.

2) VERRILL, op. cit. This species occurs in abundance under stones well above low water mark, being most common among dead barnacles. The animals live many months in captivity, often breaking up into small fragments, each of which regenerates the missing parts and bears a close resemblance to a young individual. Perfect individuals may be found which are not more than one-fiftieth the size of the original specimes. It is my opinion that this is normally one of the common modes of reproduction in this species, and that it takes place especially after the deposition of the genital products.

3) VERRILL, op. cit.

Structure of the Egg.

The ripe egg of *Cerebratulus marginatus* measures about 0.16 mm in diameter. It is provided with a nearly spherical germinal vesicle which is about $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$ the diameter of the egg, and which, instead of lying exactly in the center of the cell, is usually conspicuously eccentric.

In preparations stained with haematoxylin the cytoplasm appears as a reticulum made up of an ideally regular network of delicate fibres, the individual microsomes of which show with the greatest distinctness. In each of the meshes of the network (before the disappearance of the germinal vesicle) lies a spherical yolk-globule. These measure about 0.002 mm in diameter, although they are liable to considerable variation in size. The yolk globules do not come in direct contact with the cytoplasmic fibres, and this would indicate either that these latter are imbedded in a more fluid matrix permeating the whole cell, or that the yolk-globules have been considerably shrunk by the preserving fluids. Each microsome of the network stains dark blue with haematoxylin and Bordeaux red. The yolk-globules stain in various ways depending on their position in the egg, and on other conditions probably due to the irregular action of the killing fluid. Those yolk-globules which lie near the periphery of the egg are, in part, larger than those nearer the center, and are usually affected by the killing fluid in such a way that they hold the blue stain of the haematoxylin long after it has been extracted from all the others. It thus happens that in most preparations the yolk-globules near the periphery are dark blue or brown, while those nearer the center of the cell are red. It is possible also that there may have been a difference in the original chemical composition of these two classes of yolk-globules, although we find all gradations between them. The blue granules of the reticulum form a very pretty contrast with the red stain of the yolk globules.

Although the cytoplasm has the appearance of a reticulum when seen in sections, yet, as has often been urged, this fact forms no argument against the existence of a true vesicular or alveolar structure in the living egg. Indeed, the evidence all seems to point toward the "alveolar theory".

The nuclear membrane is usually, though not always, red in specimens stained with haematoxylin and Bordeaux red, where the reticulum of the cytoplasm is blue. This is not, however, an indication

that these structures are not of the same general nature, for, as we shall see below, the staining properties of certain parts of the cell are greatly altered by very slight changes in their chemical composition.

The chromatic network of the nucleus undergoes a rapid change at the time the egg is laid. Instead of the deeply staining, more or less regular network of chromatin seen in the ovarian egg, we find that nearly the whole network loses its power of holding the haematoxylin, and consequently is stained in good preparations only by the so-called plasma-stains. At the same time a considerable number of small granules are found which retain their affinity for haematoxylin, and even acquire a capacity for a much deeper stain. These granules gradually coalesce to form larger, spherical or irregular bodies (Fig. 1) which, by their further fusion, form about sixteen apparently ring-shaped chromosomes¹). These are found later in the first polar spindle. In the intermediate stages, when the chromatin granules have united into perhaps thirty or forty larger bodies, these are found to lie in little groups of about six to twelve each. As the fusion proceeds further these groups collect themselves towards that portion of the germinal vesicle which lies nearest the outer boundary of the egg; that is, on that side where the first polar spindle is to be found. This migration takes place often while the nuclear membrane is still intact, so that it is difficult to understand by what mechanical means it is accomplished. The irregularly ring-shaped chromosomes resulting from the fusion of the chromatic particles, mentioned above, are about sixteen in number²), and measure not far from 0,002 mm in diameter. Of the whole amount of chromatin present in the egg before laying, only the minute quantity contained in these small bodies retains its chromatic character. All the rest degenerates and is gradually absorbed by the cytoplasm.

After the asters of the first polar spindle have appeared and the nuclear membrane has been dissolved away in places, this former

1) These chromosomes often occur in the form of nearly complete hollow spheres, or of hollow spheres which have had the polar regions removed.

2) The exact number is difficult to determine with accuracy, not only because two portions of a single chromosome are often found in two different sections, but also on account of the fact that two or more chromosomes may lie so close together that the boundaries of the individual chromosomes are indistinguishable.

chromatic substance comes into direct contact with the cytoplasm and regains its strong affinity for nuclear stains. By this time, however, it is no longer arranged in the form of a network, but has been broken up into a mass of irregular granules (Fig. 7), and it is these which stain blue with haematoxylin. This large mass of granules is absorbed only very slowly into the general body of the cytoplasm, although its boundaries soon become difficult to determine. This nuclear matter occupies the region about the forming polar spindle, and continues to surround it as it rotates to its definite position (Fig. 9). The mass decreases in size and becomes less marked as the second polar body is formed, although the region which it occupies is distinguished from the rest of the cytoplasm by its deeper stain nearly up to the time of the first cleavage.

The linin "network" stains but very faintly, and it is difficult to determine whether it actually consists of a distinct network of delicate fibres, or whether the apparent network which is obtained in mounted preparations is made up merely of the lines of coagulation of a homogeneous protoplasmic substance which in life filled up the body of the germinal vesicle, and in which the chromatic network is suspended. The former view, however, seems to me the more probable.

The nucleolus may occupy any position in the nucleus. It usually stains a deep red in Bordeaux-haematoxylin preparations. It measures about 0.012 mm in diameter, and consists usually of an outer homogeneous layer with a more spongy interior. Not seldom, one or more homogeneous, spherical bodies of various sizes are seen in its interior (Fig. 13 a, b). These commonly stain like chromatin. At about the time of the appearance of the asters of the polar spindle, one or more vacuoles appear in the spongy substance of the nucleolus. When more than one, these fuse together, and the larger vacuole thus formed increases in size until it fills up the greater portion of the whole nucleolus (Fig. 13 c, d, e). The large vacuole is situated eccentrically, and by its growth approaches the wall of the nucleolus on one side. It finally breaks through and places the interior in communication with the surrounding nuclear substance. The opening increases in size by absorption of the nucleolar substance until only a cup-shaped body remains (Fig. 13 f). This gradually disappears, and the nucleolus is entirely absorbed by the time the polar spindle is formed. In *Micrura caeca*, on the other hand, the nucleolus disappears much more slowly, and may often be seen lying in the cytoplasm of the

cell even after the formation of the polar bodies. It is difficult to determine in what manner the absorption of the nucleolus takes place, and what eventually becomes of its substance. To all appearances, however, it fades away as if by actual solution.

The First Maturation Spindle.

At the time the egg leaves the body the large germinal vesicle, as above described, lies eccentrically in the egg, and is surrounded by a conspicuous membrane, generally perfectly smooth and without sign of indentation. On coming in contact with the sea-water, however, whether the egg be fertilized immediately, or not, two slight indentations of the nuclear membrane appear about 60° — 120° apart (Fig. 3). These are usually found on that side of the nucleus which lies nearest the periphery of the egg, but this is not invariably the case, for occasionally one or both of them appear on the side nearest the center. In each of these indentations, which are at first very minute, is seen an exceedingly small, spherical body which stains intensely black with iron haematoxylin and is, as its future shows, the centrosome of one of the asters of the first maturation spindle. This centrosome is the center of a few delicate radiations (Fig. 2) which apparently consist merely of a slight thickening of the reticulum of the cytoplasm along certain radiating lines. The centrosome is surrounded by a very slight, homogeneous sheath of less deeply stained protoplasm, and it is from this sheath, apparently, that the radiations diverge. The two asters are widely separated when they first make their appearance, and both appear at about the same time. This might seem to indicate that they have an independent origin as MEAD (20) has described in *Chaetopterus*. When the eggs of this Annelid are freed from the surface of the ovary, the nodes of the cytoplasmic reticulum "become less frequent and still more prominent, until at length a large portion of the reticulum is transformed into a multitude of small asters (secondary asters). Frequently one can count from fifteen to twenty very distinct asters in a single section. It is not long before two of the asters become predominate (primary asters). Their rays increase in number and length, apparently at the cost of the secondary asters, for the latter gradually evanesce with the further development of the former, and at length the cytoplasm possesses only two well-marked centres of radiations. They are destined to be the asters of the first maturation spindle. The initial predominance and further growth of the primary asters certainly

appears to be due in part to the actual coalescence of smaller asters." MEAD is convinced that the "centrosomes in the *Chaetopterus* ovum arise by a modification of the cytoplasmic reticulum." In this view he is supported by WATASÉ's observations on the egg of *Macrobdella* (29) and by REINKE's descriptions (22) of the structures found in certain of the tissue cells of the larval salamander. It seems to me not impossible, however, that in *Chaetopterus* a pair of actual centrosomes may appear near the nuclear membrane exactly as has been described in other animals, and that these centrosomes may form the centres of asters at first indistinguishable from the "secondary asters", but which are, nevertheless, fundamentally different as to their actual nature. In a very few preparations of the eggs of *Micrura* I have observed indications of somewhat similar "secondary asters", but these were in eggs which were so manifestly immature that I have considered them to be pathological structures.

Both KOSTANECKI (17) and WHEELER (32) have found in *Myzostoma* that at the first appearance of the centrosomes they lie very near together, and that they gradually move apart. KOSTANECKI (17) describes them as being connected by a very distinct spindle which continually increases with the growth of the asters. WHEELER (32) finds at one side of the germinal vesicle "a pair of centrosomes connected by a delicate achromatic bridge" with aster-fibres radiating about them. "The two asters thus established very soon move some distance apart, and the centrodemus instead of giving rise to a central spindle as in many other cases which have been described, is torn asunder." Neither WHEELER nor KOSTANECKI has figured any of the intermediate stages. If such a division of the centrosome occurs in *Cerebratulus*, as it very probably does, it must take place at a very early period, and before the asters have been established about them for even when the radiations are most minute, as shown in Figs. 2, 3, the asters are very widely separated. My observations agree almost exactly with those of GRIFFIN (7) on *Thalassema*. STAUFFACHER (26) found a somewhat similar state of things in *Cyclas*. KORSCHOLT finds in the Annelid *Ophryotrocha* (13) that the aster found near the germinal vesicle develops to a considerable size before division. After dividing, the two halves pass to opposite sides of the nucleus without any indentation of the nuclear membrane, or affecting it in any manner. The observations of KLINCKOWSTRÖM (12) on the Planarian *Prostheceraeus* agree in the main with those recorded above, but in a single instance he has seen and figured a centrosome which

he considers still within the nuclear membrane. The aster-fibers about it, however, extend far out into the substance of the cytoplasm. It is difficult to understand how such a centrosome, while still separated from the cytoplasm by a very definite nuclear membrane, can exert its influence on the cytoplasm in such a manner as to form a well developed astral system — as the figure represents — about it. If this observation be correct it is not only strong evidence, as KLINCKOWSTRÖM observes, of the intra-nuclear origin of the centrosome, but it also endows this organ of the cell with a power quite beyond that which it has previously been supposed to possess.

Wherever the maturation centrosomes may originate in *Cerebratulus* it is certain that they appear simultaneously (though, as stated above, they are widely separated and apparently independent of each other) and their history can be followed uninterruptedly until the second polar body has been given off, when they are again lost sight of. The asters about the centrosomes increase rapidly both in the number and in the length of their fibres. Many of the fibres which grow towards the nuclear membrane may be seen to come into direct contact with it. As the indentation becomes deeper and deeper the fibres elongate to the same extent. Or, conversely, as the fibres elongate in the direction of the nucleus the nuclear membrane is pushed in an equal distance. As the indentations continue to grow, they become much more irregular and ragged in outline often showing deep recesses into which one or more long aster-fibres may be followed. At the same time, the membrane becomes much thinner and is eventually absorbed entirely away in the vicinity of the two asters (Figs. 4. 5). The cytoplasm now lies in direct contact with the nuclear substance. From this moment the fibres of the two asters extend themselves rapidly into the body of the nucleus, and come in contact with the chromosomes. These have meanwhile been differentiated from the nuclear network, as described above, and have migrated to that side of the germinal vesicle where the asters are located. Some of the fibres from the two asters pass directly towards each other through the nuclear substance and soon form a spindle between them. The spindle-fibres are undoubtedly formed directly from the substance of the nucleus. All of the chromosomes have become attached to the aster-fibres, and are usually arranged in two groups, of which one belongs to each aster (Fig. 7). Sometimes nearly or quite all of the chromosomes may be attached to one aster, but the final result is the same, for they are all drawn into the

equatorial plate of the spindle (Fig. 8). It not rarely happens that the asters are so widely separated that the spindle is formed directly through the body of the germinal vesicle leaving its membrane intact both above and below (Fig. 6). KOSTANECKI figures a similar condition in *Myzostoma*. At this stage the centrospheres are very distinct, and stain a very bright red in the Bordeaux red-iron-haematoxylin preparations. The nuclear membrane, after having been broken through in the regions of the asters, becomes much fainter and soon disappears entirely (Fig. 7). This dissolution of the nuclear membrane must depend upon the action of the protoplasm itself, and not upon the influence of the centrosomes or asters, for the greater portion membrane is far removed from any of the aster fibres.

The First Polar Body.

When fully formed, the maturation spindle usually lies at right angles to a radius of the egg, with both asters at about equal distances from the cell-periphery. The whole spindle must now rotate through about 90° , so that one of its poles shall come to lie on the surface of the egg. In doing this the spindle contracts greatly in size, so that after reaching the surface it is no more than three-fourths as large as formerly (Fig. 9). This seems to be a feature common to many eggs. It is figured by KORSCHOLT for *Ophryotrocha* (13), by KOSTANECKI & WIERZEJSKI for *Physa* (15) and by others. The centrosomes usually divide even before the spindle has completely formed (Fig. 7). Sometimes, however, the division is deferred in one or both of the asters until the spindle has reached its definite position. The division ordinarily takes place at right angles to the axis of the spindle, but where the division of the centrosome of the inner pole of the spindle does not occur until the spindle is in position, this division is apt to take place along the axis of the spindle.

During the rotation of the spindle the egg has acquired a more distinct polarity by the gradual transference of the yolk-globules towards the opposite pole, while a constantly increasing amount of protoplasm free from yolk has collected about the spindle.

In an earlier stage not the slightest difference could be detected in the two asters, but at the rotation of the spindle, the aster which passes towards the periphery continually diminishes in size by a gradual decrease in the size, number and length of its radiations, while the one that is to remain in the egg becomes somewhat larger than before.

As the outer pole of the spindle approaches the periphery, the surface of the egg is slightly depressed in its vicinity. This depression soon disappears, and a corresponding elevation takes its place. In this elevation lies the outer pole of the spindle with its two minute centrosomes pressed close to its outer border (Fig. 9). At this stage the centrosphere of the outer pole has nearly disappeared, and the centrosomes lie practically free in the general cytoplasm (Fig. 15, 17). After attaining considerable prominence the projection becomes slightly constricted near the surface of the egg in preparation for its final separation as the first polar body. Before it is entirely separated from the egg-cell its two minute centrosomes separate more widely at right angles to the axis of the polar spindle. This separation is sometimes carried so far that the whole outer portion of the spindle becomes divided, and the spindle-fibres have two foci on the outer pole instead of one. Such a spindle is shown in Fig. 16, where the inner centrosomes are also separated. With spindles like these the centrosomes of the outer pole pass to opposite sides of the polar body even before this latter has been entirely cut off (Fig. 19). Long before the polar body is separated the last traces of aster-fibres about its centrosomes have disappeared, but some of the spindle-fibres may be seen up to the time of actual separation (Fig. 20). As the divided chromosomes pass towards the poles, the spindle-fibres become more and more irregular and indistinct (Figs. 18—20). At the moment when the polar body is cut off the few spindle-fibres remaining are pressed closely together, and thicken up very slightly at their middle, but they immediately disappear, and no perceptible *Zwischenkörper* is formed.

So much for the achromatic structures. Let us now briefly consider the chromosomes. It was noticed above that a very minute portion of the chromatin of the germinal vesicle formed itself into sixteen somewhat irregular but, on the whole, more or less spherical or ring-shaped chromosomes, and that these were arranged in the equatorial plate of the spindle. When the spindle reaches its definite position these chromosomes divide and pass toward opposite poles of the spindle if the egg has been fertilized; otherwise they remain indefinitely in the equatorial plate.

The form of the chromosomes in the equatorial plate is liable to great variation, and because of their small size and comparatively large number (sixteen) it is very difficult — and I have found it impossible — to determine the nature of the division which there

occurs. The majority of the chromosomes assume in the equatorial plate the form of rings, many of which are elongated in a direction parallel with the axis of the spindle. In many cases they are irregularly diamond-shaped with the corners enlarged. At a more advanced stage they are drawn out into dagger-shaped bodies as KLINCKOWSTRÖM describes for *Prostheceraeus*. No matter what may be the form of the chromosomes, it is nearly always found that the portion which lies on one side of the equator has its counterpart on the other side (Fig. 17). In all cases a very conspicuous, and sometimes deeply staining, fibre runs from the ends of each chromosome to the centrosphere of the same pole of the spindle. These fibres seem to be attached directly to the ends of the chromosomes, and are in some cases so coarse and deeply stained that the end attached to the chromosomes appears at first sight to be a continuation of the chromosome itself. The fibres of the central spindle stain much more faintly, but may often be followed directly from pole to pole.

Shortly after the division of the chromosomes the daughter segments assume the form of simple, short rods; and the two groups are eventually gathered respectively into the equatorial plate of the spindle within the first polar body and into that of the second polar spindle. I was quite unable to gain any new light in regard to the reduction of the chromatin.

After the first polar body is fully formed the centrosomes contained therein pass to the opposite ends of the elongated body and a spindle is formed between them (Figs. 19, 22). The centrosomes are without radiations other than those of the spindle. The chromosomes are drawn into the equator of the spindle, and divide into two groups which pass to opposite ends of the polar body (Fig. 28). Sometimes the process of division is carried still farther and the cytoplasm of the cell divides also, and two polar bodies result from the karyokinetic division of the first, as GRIFFIN finds sometimes occurs in *Thalassema* (7), KOSTANECKI in *Myzostoma* (7), and KOSTANECKI & WIERZEJSKI (15), MACFARLAND (18) and others for Mollusks, etc.¹⁾ The first polar body, although much larger than the second, is, nevertheless, very small in comparison with the egg-cell, and much smaller than is found in most animals. It varies considerably in size, but averages less than $\frac{1}{18}$ of the diameter of the egg-cell. It has, there-

1) GARNAULT finds that this division may be carried even farther, and in place of two or three polar bodies he has sometimes found as many as six.

fore, no more than one six-thousandth as much substance as is found in the egg. This is in marked distinction from the polar bodies of the eggs of the mouse, where SOBOTTA (25) finds them "grösser als Gewebszellen (sogar mehrfach so gross, als die meisten), nicht so erheblich viel kleiner, als das Ei selbst". He even considers it "durchaus nicht für ausgeschlossen, dass auch mal ein Richtungskörperchen befruchtet wird". GARNAULT (6) likewise finds that the first polar body in Mollusks "en général de petite taille peut atteindre quelquefois le $\frac{1}{5}$ environ du volume de l'oeuf".

The substance of the polar bodies is purely protoplasmic without trace of yolk-globules.

These little cells are very persistent in *Cerebratulus marginatus* and may often be seen attached to some portion of the body of the embryo even after it has been swimming for a considerable time.

The Second Polar Body.

As has been seen, the centrosomes at each end of the first polar spindle divide at a very early period and often even before the spindle itself is fully formed. After the separation of the first polar body the centrosphere remaining in the egg lies comparatively near the surface. It now elongates in a direction perpendicular to a radius of the egg and sinks deeper into its substance. The two centrosomes separate more widely, and the centrosphere elongates correspondingly, at the same time becoming less and less distinct. The aster-fibres lose their symmetrical arrangement to some extent but still remain grouped about the elongated centrosphere in most cases, rather than about the two centrosomes. Soon, however, and sometimes even before the first polar body is entirely separated (Fig. 20), the fibres at the ends of the centrosphere increase in size, while those about its middle degenerate. Thus the fibres become grouped about the two centrosomes which lie in the ends of the elongated centrosphere. This centrosphere fades away into the surrounding cytoplasm, and new radiations appear about the two centrosomes as they separate more widely. They appear partially within the boundaries of the old centrosphere. These new radiations are formed to some extent by the direct transference of a portion of the rays of the old aster, but largely by the growth of entirely new fibres. It was impossible to determine whether the old rays joined directly on to the ends of newly formed fibres, or whether they were transferred bodily to the new system.

For an explanation of the manner in which an aster-fibre is

transferred from the old aster to one of the new, we may assume, perhaps, that after the separation of the daughter centrosomes, new fibres grew outward in all directions to form an aster as usual. Those fibres which came in contact with the inner ends of fibres of the old system which had the proper size and direction joined them end to end, while those not coming into contact with such already-formed fibres grew out independently. At the same time those fibres not absorbed into the new systems degenerate. This process seems to be beautifully illustrated in the division of the sperm-aster, as will be described below.

The process of formation of the second polar spindle in the Mollusk *Diaulula* has been worked out by MACFARLAND (18) with the greatest detail. In *Diaulula* the process differs from that described above in that there is a most distinct and beautiful central spindle between the divided centrosomes¹). This central spindle develops directly into the polar spindle. MACFARLAND finds, moreover, that "kein einziges Fädchen der alten Astrosphäre geht als solches in eine Fibrille der beiden neuen über."

The forming spindle early begins to rotate (Figs. 21, 22), and the chromosomes are drawn into an equatorial plate between the asters. The second polar spindle resembles the first in all essential respects except that it is smaller (Fig. 10), and the structure of the chromosomes is different. The centrosomes at the poles of the spindle often divide as in the first polar spindle²), though they do not invariably do so. The centrosomes of the outer pole disappear before the polar body is formed, and those of the inner pole soon after. When the second polar body is cut off, a few of the spindle fibres thicken up and stain much more intensely in their middle portions, so that a very slight Zwischenkörper is formed as has been described for many other eggs.

1) The term "centrosom" is used by MACFARLAND for the structure which, in view of its later history, I have in this article called the "centrosphere", and MACFARLAND's "Centralkorn" corresponds with the "centrosome" in *Cerebratulus*.

2) Occasionally an egg is met with which exhibits a most abnormal activity of the centrosomes of the second polar spindle, both of the outer and of the inner pole. The centrosomes not only divide several times but they separate and form spindles between them. In this way multipolar spindles are formed which have, sometimes, five or six poles. This fact would indicate that the centrosomes remaining in the egg are not exactly "worn out", and that they can and do divide under certain abnormal conditions.

The second polar body is often formed directly beneath the first, and sometimes pushes the latter before it.

The sixteen rod-like chromosomes remaining in the egg now break up into an equal number of groups of small granules, and each group swells out into an elongated vesicle (Fig. 12). These vesicles fuse into several larger ones (Figs. 24, 25), and these, finally, into the single female pro-nucleus. While the chromosomes are uniting to form the nucleus they move deeper into the substance of the egg, and occupy the position formerly held by the centrosome, so that the aster-fibres at this time radiate in all directions from the clusters of chromosomal vesicles. The centrosome (sometimes divided) has meanwhile been lost among these vesicles. The radiations become much less regular and distinct as the egg-nucleus forms, although they may still be detected up to a short time before the fusion of the germ-nuclei. Occasionally they show a tendency to form a sort of spiral figure (Fig. 12) as MARK (19) found in *Limax*, and MACFARLAND (18) in *Pleurophyllidia*.

The Sperm-nucleus and its Asters.

As soon as the slender spermatozoon has made its way inside the membrane of the egg, it contracts greatly and assumes a more or less regularly oval or spherical form. If the egg be still in the germinal vesicle stage, the spermatozoon usually remains near the periphery of the egg, and near its point of entrance, until after the formation of the maturation spindle. As soon as the formation of the polar bodies is under way, however, the spermatozoon (after a previous rotation as WILSON has so fully described for *Toxopneustes*) begins to move towards the center of the egg. As the spermatozoon usually enters the egg on the side farthest from the polar spindle its path is likewise towards the point where the egg-nucleus is to form later. A few delicate radiations with a minute centrosome at their focus appear at one side of the sperm-nucleus (Fig. 42). During the growth of this aster the larger yolk-globules are pushed outwards towards the ends of the fibres, while nearer the centrosome we find only granular protoplasm as is shown in Fig. 14. About the minute centrosome we find a gradually increasing layer of very homogeneous substance usually distinctly marked off from the surrounding protoplasm. The aster-fibres pass directly into this sheath, or centrosphere, although I have never seen them actually attached to the centrosome as is described by KOSTANECKI & WIERZEJSKI (15). On reaching the centro-

sphere the fibres become much finer, and gradually disappear entirely before reaching the centrosome. This is better seen in the cleavage asters. The zone which lies between the protoplasm about the centrosphere and the ordinary yolk-globules peripherally is filled with yolk-globules of smaller size. This agrees perfectly with the observations of RÜCKERT (24) on *Cyclops* and with those of KOSTANECKI & WIERZEJSKI on *Physa*, and with others.

As the sperm-aster increases in size the minute centrosome enlarges somewhat, and then divides (Fig. 43). The two daughter centrosomes move to opposite ends of the elongated centrosphere with the formation of a delicate central spindle (Fig. 44). The centrosomes almost always separate in a line at right angles to the path of the sperm-nucleus. The centrosphere disappears, and the central spindle between the centrosomes becomes very distinct and beautiful (Fig. 45), much as MACFARLAND has described (18) in the second polar spindle of *Pleurophyllidia*. The behavior of the structures about the spindle, however, are quite different, for a large number of the aster-fibres, instead of degenerating as they do about the polar spindle in *Pleurophyllidia*, in all cases pass directly into the daughter-asters. By the further elongation of the central spindle the fibres near its extremities increase rapidly in size while those nearer its central portions become far removed from either of the two centrosomes and consequently degenerate. By the continuation of this process two asters arise in place of the original one. Fibres grow out obliquely towards opposite asters and form a characteristic decussation above and below. This is shown in Fig. 45, where the old radiations may still be seen passing out at right angles to the body of the spindle. This spindle may remain intact until the sperm-nucleus is well advanced towards the center of the egg, but it usually begins to degenerate soon after it has reached its full development. The asters apparently separate more rapidly than the central spindle can elongate so that it seems to be torn assunder, and its fibres converted into aster-fibres (Fig. 46). As the asters separate more widely they become entirely independent and the central-spindle disappears (Fig. 47).

Now the two sperm-asters may assume almost any position in relation to the sperm-nucleus. Most commonly they remain in the immediate vicinity of the nucleus and precede it, one on either side, as shown in Fig. 12, in its migration towards the egg-nucleus. At other times the sperm-nucleus lies near one of the asters only (Fig. 46), or the asters may leave the nucleus far behind (Fig. 11). In still

other cases they may separate widely from each other as well as from the sperm-nucleus. They are sometimes found on that side of the sperm-nucleus which lies farthest from the polar bodies and from the egg-nucleus (Figs. 23, 24).

When the sperm-asters separate widely from the sperm-nucleus there is no indication of any direct communication between the fibres of the asters and the nucleus itself. The sperm-nucleus, nevertheless, moves towards the egg-nucleus as rapidly as when in contact with the asters. It seems certain, therefore, that its movement is practically independent of any mechanical influence of the asters. It certainly is in such eggs as those of *Ascaris*, of *Myzostoma* (17, 32) and others in which the sperm-asters do not appear until the germ-nuclei are close together, and in *Pleurophyllidia* (18) where the sperm-asters form, but are lost at a very early stage. KOSTANECKI & WIERZEJSKI (15), on the other hand, consider that in *Physa* there is always a direct connection by means of fibres between the nucleus of the spermatozoon and its amphiaser even when they are widely separated¹⁾. In *Cerebratulus* when the asters do not lie too far from the sperm-nucleus, some of their fibres may be followed until they come almost into contact with it, but when they are more widely removed from the nucleus this connection is entirely lost although it may be resumed later.

The final result is the same whether, after the early division of the sperm-aster, the two resulting asters remain connected by a semblance of a spindle or whether they separate; whether they remain near the sperm-nucleus or are far removed. For in every instance we reach a stage in which the two asters and the two germ-nuclei lie near together in the center of the egg, and when the asters have increased so enormously in size that their fibres extend throughout nearly the whole cell (Figs. 23—27). Figures 10, 12, 25 and 26 represent successive stages in the development of these asters. In Fig. 10 the centrosome has divided, but the aster has not. In Fig. 12 the aster also has divided and there is a trace of a spindle between

1) „Die Lageveränderungen, welche der Kopf (Kern) des Samenfadens durchmacht, sind unserer Auffassung nach rein passiv und dürften sich aus der Annahme erklären, dass der Zusammenhang zwischen dem Spermakopf und der aus dem Verbindungsstück hervorgegangenen Strahlung niemals aufgehoben wurde, die Strahlen vielmehr trotz der Dehnung in Folge der Entfernung der Strahlenfigur mit dem Kopfe im organischen Zusammenhange geblieben sind und denselben sodann dem Strahlencentrum wieder nähern“ (p. 351).

its two portions. At this stage the fibres are much elongated below, but are shorter on the side towards the egg-nucleus. In the stage represented in Fig. 25 the process of differentiation has been carried much farther, and those fibres which pass towards the egg-nucleus are very short and delicate, while those on the opposite side of the asters are exceedingly elongated and very coarse. They are no longer straight and smooth but have become very irregularly twisted and bent in various directions. They are also much branched peripherally, and reach within a short distance of the surface of the egg throughout the whole of its lower hemisphere.

While this massive development of the aster-fibres has been taking place, however, the centrospheres have not only failed to increase in size but have lost their outlines entirely, so that the minute centrosomes seem to lie free in the cell-protoplasm (Fig. 26). And the aster-fibres no longer come to a sharp focus about the centrosomes but radiate rather from the area in which both centrosomes are situated. The fibres are much more delicate in the vicinity of the centrosomes than farther away. Indeed, their inner portions often become so faint that it is impossible to determine where they end, and some terminate much nearer the centrosome than others. This gives an unsymmetrical appearance to the whole figure.

As the germ-nuclei draw nearer together the aster-fibres become even more massive, especially in their peripheral portions (Figs. 26, 27). They have now attained their maximum development and, in fact, it would be physically impossible for them to become much longer, since they now reach almost to the periphery of the cell (Fig. 27). The two asters are not always, nor indeed are they often equal in size. For, having their centres in close proximity to the germ-nuclei, when these latter are eccentrically situated, as is usually the case, one of the asters will be nearer the periphery of the cell than the other, and its field for growth will be consequently more limited. This inequality is well shown in Fig. 26, where it is somewhat more marked than usual. In Fig. 27 the asters are much more nearly equal in size, and a conspicuous decussation of the fibres is seen above the germ-nuclei.

Let us now consider briefly the development of the germ-nuclei themselves up to this stage. The egg-nucleus, as we have seen above, was formed from the sixteen chromosomes remaining in the egg after the formation of the second polar body. This nucleus was at first very small and irregular, but as it sinks more deeply into the body of the cell, it becomes of larger size and acquires a more regular

outline. The nucleus grows by an enormous increase both of its fluid matrix and of its chromatic substance. There is considerable variation in regard to the size which the egg-nucleus may eventually attain before its fusion with the equally large sperm-nucleus, but in general its diameter is about one-seventh of that of the egg itself. At this stage it shows a regular network of chromatic granules of various sizes, and usually one or more small nucleoli¹). Meanwhile the radiations from the inner pole of the second spindle, which have lingered about the forming egg-nucleus become less and less regular and distinct (Figs. 12, 23—25), until they finally disappear completely.

The formation of the sperm-nucleus takes place in a similar manner. The elongated sperm-head becomes much shorter and thicker soon after its entrance into the egg. It then apparently rotates through an angle of about 180° as WILSON (24) has so fully described for *Toxopneustes*. The solid, homogeneous mass of chromatin increases rapidly in size, and soon becomes broken up into a number of irregular lumps. A distinct nuclear membrane now appears, and the lumps of chromatin become smaller and more numerous, and are separated by a quantity of apparently fluid matrix (Figs. 42—45). The outline of the nuclear membrane at this period is usually very irregular. As this sperm-nucleus approaches the centre of the egg its form becomes more regular and its chromatin arranged in a network (Figs. 23—25) instead of lying irregularly against the nuclear membrane as previously. Several small nucleoli commonly make their appearance before this stage. When near the egg-nucleus the outline of the sperm-nucleus becomes smooth and regular except as it may throw out pseudopod-like processes. Its chromatin has enormously increased in mass and has become arranged in a regular network of chromatic granules, supported by a delicate linin-network.

The Disappearance of the Sperm-asters.

Let us return now to the achromatic structures. The radiations about the egg-nucleus have entirely disappeared at a stage when the germ-nuclei lie side by side. The radiations of the sperm-asters, on the other hand, have just reached their maximum development although, as was shown above, their centrospheres have disappeared leaving the

1) The egg-nuclei of *Micrura cacca* at this stage show several (3—7) nucleoli of considerable size. These disappear completely at the appearance of the cleavage asters, as has been described for other animals.

centrosomes free in the cytoplasm. The aster-fibres become much fainter in their inner portions, and tend to radiate from the area between the centrosomes rather than from the centrosomes themselves. The radiations become still more irregular and stain much less deeply. The centrosomes themselves are no longer to be detected (Fig. 28, 29)¹), although from the course of development at a later period it is reasonable to suppose that they still retain their identity. It is possible that they remain near their former places, but since they are no longer at the foci of radiations it is impossible to distinguish them from other deeply stained granules of the cytoplasm. After the disappearance of the centrosomes, and sometimes before, the aster-fibres begin to degenerate. This disintegration begins at the end of the fibre which was previously attached to the centrosphere, and having once begun the fibre breaks up throughout its whole length at about the same moment (Figs. 28, 30). The degenerating fibre first loses its staining capacity somewhat, decreases in size, and finally breaks up into a row of granules which retains its original position for a considerable period of time, so that the place which the fibre has occupied can be distinguished long after the fibre itself has broken up. Indeed, these rows of darkly stained granules often persist even after the germ-nuclei have fused, and the cleavage asters have attained a considerable size (Figs. 31, 32). One of the most remarkable features of these eggs is the persistence of their aster-fibres after being once formed²). This is noticeable in the aster of the polar spindles, in the fibres about the central spindle during the division of the original sperm-aster, still more pronounced in the degenerating sperm-asters just noticed, and, as we shall see later, is likewise characteristic of the degenerating cleavage asters after the division of the egg into two cells.

Gradually the rows of granules of the degenerating fibres become scattered among the yolk-globules and are lost in the cytoplasmic reticulum. In other words, they probably resume their original functions as parts of the general network of the cytoplasm. An egg very similar to that of Fig. 26 is shown in Fig. 28, at a later stage of development. Two sets of degenerating radiations of unequal size

1) That is to say, in the vast majority of eggs in this stage I have been unable to find them. That they are sometimes present at this stage or one a trifle later will be shown below.

2) In *Micrura caeca* and in *Cerebratulus leidyi* the persistence of the fibres of the sperm-asters is not so pronounced.

are shown, one on either side of the fusing germ-nuclei. Although these radiations may still be followed to a more or less definite focus on each side, yet no centrosome is to be found. As the fibres break up still more, as is shown in Figs. 29 and 30, they are directed to no definite foci but radiate in all directions from the area about the germ nuclei, much as the degenerating fibres of the aster remaining in the egg after the formation of the second polar body radiate from the region of the fusing chromosomal vesicles which are to form the egg-nucleus. In Figs. 31 and 32, the fibres (or, rather, the granules which composed them) can be seen in the lower hemisphere of the egg only, and at a slightly later stage they are not to be found at all.

We may say, then, that after the germ-nuclei are nearly in contact the sperm-asters have served the purpose for which they were intended¹⁾ and completely disappear in a manner quite similar to that of the aster remaining in the egg after the formation of the second polar body²⁾. Even the centrosomes are lost from sight in most cases. Is it because the eggs are insufficiently well preserved that we cannot find the centrosomes? In all other stages — even those immediately preceding the first cleavage — the centrosomes come out wonderfully clearly and distinctly. Have they disintegrated and become non-existent, or have they merely disappeared for the time being, and are they destined to reappear in a new role in the cleavage spindle? Because of the fact that a pair of centrosomes appear later in exactly the position occupied by the sperm-centrosomes before their disappearance, and also because of the fact that they may occasionally be found in this "critical" stage, and, thirdly because in other eggs (Echinoderms, *Thalassema*, *Chaetopterus*, and many others) the sperm-asters are known (?) to form the cleavage asters directly — for these reasons rather than because of the testimony of the majority of eggs which I have examined, I am forced to believe that the disappearance of the sperm-centrosomes is apparent only, and that they later reappear to form the centres of the cleavage asters.

In the few instances in which the centrosomes may be found during the fusion of the germ-nuclei they lie close beside the nuclei

1) It is by no means clear to my mind what their actual function may be. The germ-nuclei are certainly brought together in other eggs (*Ascaris*, *Myzostoma* etc.) without the aid of sperm-asters.

2) It will be remembered that these sperm-asters were found to disappear in the living egg of *Cerebratulus leidyi*, and of *Micrura caeca*, as was described above.

as they did at an earlier stage, and about each of the minute centrosomes is seen the faintest indications of an aster (Fig. 30). I do not consider these eggs to be any better preserved than those which do not show the centrosomes at this stage, but rather that the asters have begun to manifest themselves somewhat earlier than usual. For these are in reality the cleavage asters which do not usually make their appearance until after the germ-nuclei have fused and begun to elongate. These new asters are entirely new formations and can have absolutely no relations with the old radiations of the sperm-asters — unless it be that they have the same centrosomes. And to this the evidence strongly points in the few preparations under consideration.

These observations agree very closely with those of KOSTANECKI & WIERZEJSKI on *Physa*, although their interpretations of the phenomena are somewhat different from those given above. These investigators "sehen die Geschlechtskerne zu gleichmässig grossen Blasen angewachsen, die aber nicht mehr unregelmässig und buchtig erscheinen, sondern von kugliger Form sind — und mit einer abgeplatteten Seite sehen wir sie dicht an einander geschmiegt. . . . Wir haben in diesem Stadium längere Zeit hindurch vergeblich nach den Centrosomen sammt ihren Strahlungen gesucht, bis es uns an besonders günstigen Schnitten gelungen ist, dieselben aufzufinden. . . . Wir sehen zu beiden Seiten der Geschlechtskerne . . . eine zierliche, wenig auffallende und deshalb im mikroskopischen Bilde sehr leicht zu übersehende, aber, wenn man sie erst einmal wahrgenommen hat, in allen Theilen äusserst präcis hervortretende Strahlenfigur. Sie setzt sich aber nur aus einigen äusserst feinen Strahlen zusammen" ¹). In all of these respects the agreement between *Physa* and *Cerebratulus* is almost exact. The authors go on to say, however (p. 363), that "in Anbetracht des weitem Verlaufs des Processes können und müssen wir annehmen, dass das ganze Strahlensystem (Centralspindel und das Centrosoma, Polstrahlung und die nach den Kernen gerichteten Strahlenkegel) auch hier [when the fibres are not in activity], wenn auch in modificirter Form, vorhanden sind". The necessity for such an assumption is by no means clear, and in *Cerebratulus* the facts are obviously opposed to it.

I cannot avoid the suspicion that these authors "sought in vain" for the centrosomes in most of their preparations at this critical stage,

1) p. 361, 362.

for the very reason that they were without indications of asters, and therefore not to be distinguished from other granules of the neighborhood. It would then follow that the two minute asters which they did find in a very few of their preparations and which they describe in the paragraph quoted above, were those which were beginning to develop into the cleavage-asters, and not the identical asters (though the centrosomes may have been the same) which were seen to develop about the sperm-nucleus. That such is actually the case in *Cerebratulus* there is every reason to believe; for we find here stages in which the centrosomes of the sperm-asters can be found in their final positions (in the angles between the fusing germ-nuclei) and in which the connection between the centrosomes and the degenerating aster-fibres has been entirely lost. In such cases there is a broad area, without trace of radiations, between the centrosomes and the inner ends of the aster-fibres (Figs. 25—27). In the stage following this, as stated above, the centrosomes are lost (Figs. 28, 29). Finally, after the germ-nuclei have fused, a pair of minute centrosomes with slender radiations about them, are found almost exactly in the position occupied by the sperm-centrosomes when last seen (Figs. 30—32).

An account of the maturation and fertilization of the egg of *Arenicola marina* just published in the Trans. New York Acad. Sci. (36) agrees very closely with the observations recorded above. As sometimes happens in *Cerebratulus*, so CHILD finds in *Arenicola* that one of the asters arising from the division of the sperm-aster remains near the sperm-nucleus while the other moves off a considerable distance. The two asters remain connected with each other by a spindle, however. Later the centrosomes of these asters disappear, and the polar regions of the spindle are occupied by a fine cytoplasmic network. A little later there is no trace of centrosomes, true asters, or spindles anywhere in the egg. Just before the germ-nuclei come in contact, two extremely minute asters appear in the plane of copulation one on either side of the germ-nuclei. From the region of the germ-nuclei a series of radiations (which have no relation with the new asters) extend in all directions towards the periphery of the cell, as was noticed above for *Cerebratulus*. CHILD considers these rays as entirely independent of any true asters, and as an expression of some peculiar activity of the cell-protoplasm. In *Cerebratulus* they are certainly the remains of the degenerating sperm-asters. The author is "inclined

to regard the cleavage centrosomes as new formations, and as not related to the 'male' centrosomes" ¹⁾).

In looking over the further literature of this subject we find that in the eggs of many other animals the sperm-asters disappear entirely or suffer a great diminution in size and distinctness at a stage immediately preceding the fusion of the germ-nuclei, or at some previous stage.

An interesting example of the early disappearance of the sperm-asters is furnished in the egg of *Pleurophyllidia* as described by MACFARLAND. In this case a minute aster makes its appearance near the spermatozoon soon after its entrance into the egg. This aster leaves the sperm-nucleus and moves towards the center of the egg, meanwhile dividing into two independent asters. These separate widely without visible connecting fibres and without regard to the position of the sperm-nucleus, which has remained near its point of entrance. After wandering about the egg-cell for some time in a seemingly aimless manner, these two asters suddenly disappear from view ²⁾. Somewhat later, after the polar bodies have been formed, the aster of the second polar spindle which remains in the egg, having already lost its centrosome, likewise disappears. Then follows a stage, while the germ-nuclei are maturing, in which neither centrosomes nor asters can be detected anywhere in the whole egg. MACFARLAND feels confident, however, that the centrosomes which originated from the spermatozoon still lie somewhere in the cytoplasm although because of their lack of radiations they cannot be distinguished from other granules of the cell. Soon two new asters appear, the centrosomes of which are to become the poles of the cleavage spindle. These

1) CHILB's conclusion that the centrosome is not a permanent organ of the cell is thus quite in accord with the views of CARNOY & LEBRUN (4), MEAD (20), REINKE (22), WATASE (29, 30) and others, and with LILLIE's observations (37) on the egg of *Unio*.

2) "Die Sperma-Astrosphären haben mit der Wanderung des Spermakerns offenbar nichts zu thun. Wie oben erwähnt, rücken die beiden Centrosomen in äusserst variabler Weise von einander und vom Spermakern weg. Während der Bildung des zweiten Richtungskörpers verschwinden ihre Astrosphären vollständig. Es ist nicht die leiseste Spur mehr davon zu entdecken, und es war mir deshalb von diesem Zeitpunkt an nicht mehr möglich, die beiden vom Spermatozoon gelieferten Centrosomen noch nachzuweisen. Denn ich habe keine differentielle Färbung gefunden, durch welche Centrosomen ohne Strahlen auffindbar sind."

asters may arise far apart and later come together to form the spindle by "the fusion of certain groups of their rays". MACFARLAND believes he is justified in the conclusion that "the centrosomes which form the poles of the first cleavage-spindle arise exclusively from the spermatozoon; they have retained their independence throughout the whole time, although they were not continually visible during the whole course of fertilization".

KLINCKOWSTRÖM's account of the process of fertilization in the Planarian *Prostheceraceus* (12) is essentially similar. He finds that "sowohl bei dem männlichen als bei dem weiblichen Vorkern werden jedoch im Laufe der Entwicklung die Strahlungen immer undeutlicher, bis sie bei dem ruhenden Vorkern vollständig verschwunden sind. Gleichzeitig mit dem Wiederauftreten der Kernsegmente werden auch zwei Centralkörperchen sichtbar. Die beiden Centralkörperchen, die von rasch wachsenden Polstrahlungen umgeben sind, liegen ziemlich weit von einander entfernt der Kernmembran dicht an; eine Centralspindel scheint vollständig zu fehlen"¹⁾. The observations of both of these authors agree perfectly with those of similar stages which MARK (19) has described for *Limax*, with BOVERI's description (3) of *Pterotrachea*, etc., and with others. They differ from the account given above for *Cerebratulus* chiefly in the much earlier disappearance of the sperm-asters.

In the Echinoderm it is well known that the fibres of the sperm-asters greatly diminish in number, size and length at the time of the union of the germ-nuclei. This is well shown in WILSON's admirable account of the process in *Toxopneustes* (34). Observations which I have made on the eggs of *Echinus*, of *Sphaerechinus*, and of *Strongylocentrotus* lead me to believe that this diminution of the asters just before the union of the germ-nuclei is much greater than has been described. In *Thalassema* (7), in *Toxopneustes* (34), and in many other eggs the asters become far less distinct at this stage.

It would appear, therefore, that the eggs of these and many other animals may be arranged in a series which will show the successive gradations in the disappearance of the sperm-asters. At the head of the series we must place the eggs of *Ascaris*, of *Myzostoma* (according to KOSTANECKI) and similar ones in which the sperm-asters make their appearance only a short time before the formation of the cleavage-spindle, and which, consequently, suffer no

1) p. 600.

diminution in size. Following these are the eggs of *Chaetopterus* (21), of *Ophryotrocha* (13), and of some Echinoderms in which the sperm-asters develop very early, but which are not described as decreasing in size before the formation of the cleavage-spindle. Then come the eggs of *Toxopneustes* (34), and of *Thalassema* (7), where the sperm-asters appear early and develop to a very considerable size, but nevertheless become very much smaller and less conspicuous after the germ-nuclei have come together¹). After these we must place the eggs of *Physa* (15)²), for here the sperm-asters after becoming very large and conspicuous degenerate to such an extent that only a "very few, exceedingly delicate fibres" remain. Those of *Cerebratulus* follow next. Here the sperm-asters increase in size until they extend throughout the whole body of the cell, but at the time of fusion of the germ-nuclei they degenerate completely. The peripheral portions of their fibres, however, may be followed, as stated above of *Pleurophyllidia* (18)²), *Prostheceraeus* (12) etc., where the sperm-asters degenerate soon after their formation, so that for a considerable period the egg is without trace of aster-fibres. Yet in all of those cases where the sperm-asters disappear, and their centrosomes become lost among the other granules of the cell we are justified in believing that the sperm-centrosomes nevertheless retain their identity, and later reappear in the cleavage-asters. The reasons for such a belief are, it is true, based quite as much on the analogous phenomena which are found in other eggs where the sperm-centrosomes do not disappear, as on the evidence which we obtain from the actual preparations in question.

The difficulty of determining this point with absolute certainty in other eggs is well shown by the fact that two so able investigators as WHEELER and KOSTANECKI, working upon the same species of animal, have arrived at diametrically opposite conclusions in regard to the origin of the centrosomes found in the cleavage-spindles. The

1) WILSON finds that when the cleavage-nucleus becomes elongated the sperm-asters, which were previously very massive, become so much reduced that their fibres are "scarcely apparent".

2) A comparison of the figures given by KOSTANECKI & WIERZEJSKI for *Physa* with those which MACFARLAND gives for *Pleurophyllidia* convinces me that there is not nearly so much difference in the figures for the two species, as there is in the interpretation which these authors give of them. This is especially noticeable in the sequence in which the figures are arranged.

former (32) finds abundant proof that they come exclusively from the egg, while the latter (17) is equally positive that they are of male origin.

The Cleavage-Spindle.

While the sperm-asters and centrosomes are disappearing the germ-nuclei attain their full size and development, and come to lie side by side in the region between the centre of the egg and the point where the polar bodies were given off. In nearly all cases the germ-nuclei fuse completely to form a single body¹). The chromatin of the two may remain more or less separate, but is more commonly united into a single network. In the act of fusion the germ-nuclei often send out one or more blunt processes which somewhat resemble the pseudopodia of Rhizopods. Where these pseudopod-like processes come in contact, the delicate nuclear membranes between them break down (Fig. 29) and the contents of the two nuclei flow together to form the cleavage-nucleus (Fig. 30). This nucleus elongates somewhat, and moves to a position of symmetry in the egg, with its longer axis at right angles to the former axes of the polar spindles. At this time, or slightly earlier, the centrosomes of the future cleavage-spindle appear. When first seen they usually occupy positions very near the extremities of the elongated nucleus, although, as stated above, the centrosomes occasionally appear even before the complete fusion of the germ-nuclei, in which case they occupy positions in the angles between the nuclei. Each centrosome is the centre of a few delicate radiations. These rapidly increase in number, size and length, and at the same time the nuclear membrane in their immediate vicinities begins to disappear. In nearly all of the numerous eggs which I have examined in this stage the nuclear membrane was already interrupted at the two points occupied by the asters. The centrosomes then lie in such a position that if we were to join the interrupted ends of the membrane in a section the line would pass through the centrosome. This does not indicate that the centrosomes

1) There is considerable variation in this respect, which reminds one of the condition in *Ascaris* and other animals where the germ-nuclei may or may not unite, according to circumstances. In *Micrura caeca* (Fig. 50) it often happens that the cleavage-spindle is formed, as in many other animals, without the germ-nuclei even coming in contact.

have moved nearer together but rather that the ends of the membrane have been separated. Indeed, the asters have already begun to move apart, but the nucleus elongates at a corresponding rate so that the asters are always at its ends.

Meanwhile the chromatic network of the cleavage-nucleus has become rearranged and broken up into a definite number of slender, rod-like chromosomes. Of these there are, so far as I can make out, thirty-two both in *C. marginatus* and in *Micrura caeca*, which is twice the number found in the polar spindles. As has been described for other animals, a portion of the chromatic network remains after the formation of the chromosomes in the shape of small, irregular granules. These gradually lose their staining power, and are evidently absorbed by the cytoplasm.

As the asters at the ends of the nucleus increase in size, certain of the fibres from opposite asters meet in the centre of the nucleus to form the cleavage-spindle (Fig. 34). There is no doubt that the spindle-fibres are derived from the linin-network of the nucleus, just as the other fibres of the asters are formed from the cytoplasmic reticulum.

The nuclear membrane soon disappears, and the chromosomes are arranged in the equator of the spindle. These chromosomes are very much more slender than those seen in the polar spindles. The asters move apart as they increase in size so that the spindle becomes much more elongated, as is shown in Figs. 34 and 35. The rod-like chromosomes are split lengthwise, much as in Echinoderms and other animals, and the resulting segments move from the equatorial plate of the spindle towards the asters (Figs. 35, 36).

During the growth of the cleavage asters, the centrosomes likewise increase slightly in size though they remain very minute in all stages. Each centrosome soon becomes surrounded with a delicate, homogeneous layer of protoplasm, or centrosphere (Figs. 31—33). During the metaphase the centrosphere continues to increase in size until it becomes more than half the diameter of the spindle¹). In its growth the centrosphere encroaches to some extent upon the region previously occupied by the inner ends of the aster-fibres. This leads

1) I have no doubt that the centrospheres appear somewhat larger in the sections and, consequently, in the drawings than they actually are in the living egg, but I do not believe that they are swollen very considerably by the reagents.

us to the interesting inquiry as to whether the centrosphere pushes the aster-fibres before it or whether it absorbs their inner portions into its own substance. From the fact that we can easily follow the fibre into the body of the centrosphere, and that here it becomes gradually thinner and fainter until it disappears at an indefinite point, and as the centrosphere increases in size this point becomes just so much farther removed from the centrosome, as well as for reasons to be noted below, it seems extremely probable that the substance of the inner ends of the aster-fibres is actually used in the formation of the centrosphere.

While the chromosomes are splitting each of the minute centrosomes, situated in the centres of the comparatively enormous centrospheres, divide into two in preparation, even at this early period, for the division into the four-cell stage. As the daughter-chromosomes move apart they gradually become much shorter and thicker (Fig. 36). The equatorial portions of the spindle-fibres become more irregular and larger. In this region they begin to stain much more deeply than in their other portions. Numbers of fine granules also appear in this region, and these likewise stain very deeply. It is possible that these granules are in part, actually small particles of chromatin which, as authors have believed, have been cast off from the dividing chromosomes, but it is certain that they mostly originate from the breaking up of the spindle-fibres.

During the anaphase the centrospheres continue to increase in size, and their vesicular structure becomes more and more apparent. The minute centrosomes which, as we have seen, divided at a very early stage, begin to separate somewhat at right angles to the axis of the spindle. As they move apart, it is seen that each is provided with, or imbedded in, a minute, homogeneous sphere which stains red with Bordeaux. Connecting the two divided centrosomes is sometimes seen a very delicate fibrous structure which bears a certain resemblance to a central spindle, although it is too minute and delicate to be determined with accuracy (Fig. 36).

As the chromosomes swell out into an equal number of small, oval vesicles (Fig. 38) the daughter centrosomes separate more widely, and all traces of connecting fibres are lost. They move outwards to that side of the centrosphere which lies farthest from the chromosomes, and about each may be seen the faintest indication of radiations — only four to six rays in a section. The radiations are exceedingly delicate, and are directly continuous with the little sphere of proto-

plasm (shall we call it the secondary centrosphere?) surrounding each centrosome. They ramify in the reticulum of the centrosphere (Fig. 38) much as the aster-fibres do in the cytoplasmic reticulum. This agrees almost exactly with GRIFFIN's observations in *Thalassema*. Meanwhile the growth of the centrospheres themselves has continued until they have become nearly equal in size to the diameter of the spindle. In this respect, and in their conspicuous vesicular structure they closely resemble the centrospheres in a similar stage of the Echinoderm-egg. The asters surrounding the centrospheres likewise continue to increase in size until the egg begins to show indications of the cleavage furrow.

This seems to me to be a point worthy of special consideration. We have here a case in which we find a pair of centrosomes with delicate, radiating fibres within the centrosphere of another aster, the rays of which continue to increase in length. This is not an individual exception; all the eggs in the same stage show a similar structure. If we are to assume that the aster-fibres are formed and maintained under the influence of the centrosome, it is difficult to explain the fact that the asters of a cell continue to grow after their centrosomes have not only divided, but are engaged in forming secondary asters in preparation for the next succeeding cell-division.

In the early telophase the primary asters reach their maximum development, and their fibres extend in all directions nearly to the periphery of the cell. The enormous centrospheres gradually lose their distinct outer boundaries and become much less sharply marked off from the surrounding cytoplasm (Fig. 39). The aster-fibres are very coarse, and are much branched peripherally, but become much more delicate in the region of the centrosphere. Their inner ends sometimes fade out directly into the reticulum of the centrosphere, and this is further evidence that this body is partially formed from the substance of the aster-fibres. At a slightly later stage, the fibres are seen to be broken up into rows of granules at their extremities, showing that the period of the degeneration of the asters has begun. At the same time the egg becomes very much elongated, and a slight constriction, marking the cleavage furrow, makes its appearance (Fig. 39).

The pair of "secondary" asters continues to increase in size within each of the "primary" centrospheres until their rays reach out into the surrounding cytoplasm. That the initial rays of the secondary asters are built up out of the substance of the primary centrospheres

there can be no doubt, for they first appear wholly within the substance of the latter, and are widely separated from the general cytoplasm (Fig. 38). Moreover, their first rays are not unlike the fibres making up the reticulum of the centrosphere. We thus have still further evidence that the centrosphere is merely a differentiated portion of the same general cytoplasmic substance of which the reticulum and aster-fibres are composed; that it forms at the expense both of the general cytoplasm and of aster-fibres; and that, in turn, its substance may be used in the building up of a second generation of aster-fibres. This is equivalent to saying that the cytoplasmic reticulum, the aster-fibres and the centrospheres are merely different manifestations of one and the same organic structure.

The "primary" centrospheres become less and less evident as the secondary asters continue to grow. This is due to two distinct causes: first, to a gradual obliteration of the boundary between centrosphere and cytoplasm and, second, and more especially, to the growth of the "secondary" aster-fibres throughout the whole body of the centrosphere (Fig. 40). By this process the "primary" centrosphere very gradually vanishes, and its place is taken by a pair of vigorous young asters which rapidly develop into the cleavage-asters of the second cell-division. Meanwhile the division of the egg into two cells has been completed, and the chromosomal vesicles have fused to form a common nucleus with nuclear reticulum and nucleoli, as ordinarily described.

As stated above, the plane of cleavage passes nearly through the region where the polar-bodies were formed. In no other direction could the egg be divided into two exactly equal cells; for, as we have seen, the protoplasm of the cell-body has been gradually collecting itself about the region of the polar bodies, while the yolk-globules have become more closely packed together towards the opposite pole. I cannot determine that the place of entrance of spermatozoon exerts any influence whatever on the plane of cleavage. This is obviously true of eggs which are not fertilized until after the formation of the first polar spindle. RÜCKERT, on the other hand, finds in *Cyclops* that "die Richtung der ersten Furchungstheilung schon von vornherein durch die Stellung der Spermatocentren am Spermakern gegeben sei, dass mit andern Worten der Spermakern die Richtung der ersten Furchungstheilung bestimmt, während der Eikern sich dieser Richtung accomodirt, gleich viel, an welcher Stelle der Eioberfläche er seine Entstehung aus der zweiten Richtungsspindel genommen hat".

WILSON finds in *Toxopneustes* that the cleavage-plane almost always passes very nearly through the point at which the spermatozoon entered the egg. This is often approximately true of *Cerebratulus* for the very reason that the spermatozoon usually enters that part of the egg lying farthest from the region of the polar-bodies.

Let us now turn back and follow the course of the cleavage-spindle itself. In the anaphase, the fibres of the spindle which previously passed directly from one centrosphere to the other become thickened at the equator, acquire in that region a distinct affinity for chromatin-stains, and eventually break up into small granules. The mantle fibres from opposite poles cross extensively at the equator during the early anaphase, but later they do not cross at all. The appearance is the same as if their extremities were mutually repellant, for, on approaching the equatorial region, they bend outwards in all directions towards the periphery of the cell, as is shown in Figs. 38, 39. In a section of an egg at this stage these fibres are seen in cross-section in the equatorial region of the spindle, and appear as an equal number of darkly-stained granules. As the cell elongates in anticipation of cleavage, the spindle becomes more elongated and at the same much less definitely marked off from the surrounding cytoplasm. Its fibres become more irregular and spread out loosely over a broad area (Fig. 39). They gradually break up into rows of small granules and then disappear. In the final stages of the cleavage, the few fibres which have not disappeared are brought together into a small bundle. The thickening of these fibres in their middle portions gives rise to a small "Zwischenkörper", from which the ends of the fibres may be seen passing into each of the two cells (Fig. 40). The "Zwischenkörper" is much smaller than in many other animals, and soon disappears completely.

After the completion of the first cleavage, the primary aster-fibres still extend, as irregular rows of granules, nearly to the periphery of each of the two cells. These degenerating fibres become fainter and fainter, until they can no longer be distinguished from the general reticulum. The secondary asters increase rapidly in size, and separate to form the second cleavage-spindle.

Centrosome and Centrosphere.

A rapidly growing aster in its early stages consists merely of a few delicate fibres radiating about a minute central granule, or

centrosome, without conspicuous centrosphere. So far as I have been able to determine, however, the aster-fibres are in no case attached directly to the centrosome itself as is described by KOSTANECKI & WIERZEJSKI in *Physa*. Even in the most minute asters which it is possible to find (namely, those which develop within the centrospheres of the cleavage-asters, and which show only the slightest traces of radiations) the fibres are continuous, not with the centrosome, but with a delicate shell of protoplasm in which the centrosome is imbedded. At times, it is true, this shell becomes so thin as to be barely visible, yet indications of it may always be seen except in those cases in which the centrosome loses its aster, and comes to lie directly in the general cell-cytoplasm. Instances of such centrosomes without surrounding centrospheres are to be found in the outer poles of the polar spindles after these have lost their asters. This is also true of the centrosomes in the degenerating asters of the sperm-nucleus just before the union of the germ-nuclei.

As the aster increases in size, the centrosphere enlarges also, but the centrosome changes but little from its original size (that is the size when first distinguishable) no matter how large the aster and centrosphere may become. When the centrosphere has attained a considerable size, as in the cleavage-asters, it can be seen that the aster-fibres pass directly into its substance, and in some cases may be followed nearly, though not quite, to the centrosome.

In *Cerebratulus*, the centrosome is at all times (except those cases mentioned above) marked off from the surrounding centrosphere with the greatest clearness¹). It is never anything more or less than a sharply-outlined granule staining intensely black with Bordeaux and iron-haematoxylin, while the surrounding centrosphere stains only faintly red. On reaching the centrosphere, the aster-fibres diminish greatly in size, and stain red, even when they are black elsewhere. As the fibre is followed closer to the centrosome the granules of which it is composed are found to be much smaller, and

1) In certain preparations, however, the centrosome seems to be either entirely dissolved away or to be affected in such a manner that it loses its affinity for stains, for no trace of it can be found. WILSON has found this to be true of the corrosive-acetic killing fluid on the eggs of the sea-urchin. It was with corrosive-acetic, however, that HILL (11) found the centrosomes in the cleavage asters of *Sphaerechinus*, and I have found that when but 2—5 % of acetic acid is used the centrosomes are often perfectly preserved.

gradually become exactly similar to the granules of the centrosphere into which they eventually merge. As the centrosphere enlarges the aster-fibres disappear in its interior at a somewhat corresponding rate, and at the same time we find that the minute granules of the centrosphere are being arranged in a sort of reticulum, the meshes of which only gradually become evident. It is only in the cleavage-asters that the centrosphere develops sufficiently to show a reticular (or vesicular) arrangement of its substance. In its maximum development the aster-fibres end on its periphery, instead of penetrating towards the interior. During all this time the centrosomes which divided at a very early period, have scarcely increased in size, and each has been continually surrounded by a finely granular substance more homogeneous than that of the large centrosphere. This delicate sheath, although situated within the substance of the centrosphere, can hardly be considered other than as the "Anlage" of the centrosphere of the second cleavage-spindle. Objections to considering this delicate sheath as a "centrosome" rather than a centrosphere arise from the fact that it is seen to be directly continuous with the developing aster-fibres; that it does not stain black with Bordeaux and iron-haematoxylin; that centrosomes may be found (as in the outer pole of the polar-spindles and in the degenerating asters of the sperm-nucleus) which have no such sheath of protoplasm; and, finally, that it is present in such an exceedingly varying quantity. As GRIFFIN remarks for *Thalassema*, that the body here called the centrosome is the actual centrosome is shown by the fact that it multiplies by division and persists from one cell-generation to another, while the centrosphere (corresponding to the „Centrosom" of BOVERI) is merely a transient structure similar to the aster-fibres and disappears completely previous to the second cleavage.

A most interesting example of the persistence of the centrosomes and the transient nature of the centrospheres is shown in Fig. 39. As will be seen at a glance, there has here been a serious disturbance either of the cell-substance or of the cleavage-spindle. This disturbance evidently took place after the complete formation of the spindle and the division of the chromosomes, for the greater portion of the spindle is perfectly normal. Peripherally, however, the cell-substance seems to have revolved in a left-handed manner so that the aster-fibres and the ends of the spindle have been bent a right angles to the main axis of the spindle. The centrospheres have disappeared entirely, leaving the pair of centrosomes in each pole lying free among the aster-fibres, and somewhat farther removed from the ends of the

spindle than normally. The aster-fibres have been collected into a close bundle as would actually be the case either if the spindle had been revolved mechanically, or if the spindle had been fixed and the peripheral portions of the cell-substance had revolved. The centrosomes of each pair remain near together, and are as usual imbedded in a delicate layer of protoplasm. They are not at the foci of the aster-fibres; no more fibres radiate from the region where the centrosomes have been mechanically (?) placed than elsewhere in the bundle. The centrospheres, being of nearly the same nature as the ordinary cytoplasm, have mixed with the cell-substance and disappeared; while the centrosomes, having a constitution peculiar to themselves, have retained their identity.

The foregoing account shows that the general course of maturation and fertilization in the egg of *Cerebratulus marginatus* is closely similar to that of Echinoderms, Annelids, Mollusks etc. Its most noteworthy features may be briefly summarized as follows:

By the eccentric position of the germinal vesicle, on which the location of the polar spindles is dependent, the main axis of the egg is roughly predetermined while the nuclear membrane is still intact.

The asters of the first polar spindle are first seen when widely apart and situated in two slight indentations of the nuclear membrane.

A minute portion only of the chromatic network of the germinal vesicle enters into the formation of the sixteen ring-shaped chromosomes found in the first polar spindle; the rest is absorbed into the cytoplasm.

The first polar spindle acquires its definite position, its chromosomes divide, and a slight depression appears on the surface of the egg near its outer pole whether the egg be fertilized or not.

The aster-fibres at the poles of the second polar spindle are formed in part *de novo*, and in part are identical with those at the inner pole of the first polar spindle which have been transferred to the new centres.

The centrosomes (or, sometimes, pair of centrosomes) remaining in the egg after the formation of the polar bodies become lost among the chromosomal vesicles which fuse to form the egg-nucleus, and are

not seen later. The radiations about the egg-nucleus remain visible until the germ-nuclei are nearly ready to fuse.

The spermatozoon may enter the egg at any point, but in the great majority of cases its place of entrance is in the pole of the egg which lies opposite the polar bodies, or the point where they are to be formed.

The aster-fibres are not attached to the centrosomes directly, but are rather directly continuous with the substance of the centrospheres, into which they often penetrate for a considerable distance, but never quite so far as to the centrosome.

The centrosome of the sperm-aster early divides into two; the daughter-centrosomes move apart with the formation of a beautiful central spindle. The fibres of the original aster become arranged at right angles to this central spindle; those at its ends are collected into two groups about the daughter centrosomes, while those nearer its equator degenerate.

The central spindle is torn asunder by the further separation of the centrosomes, and its fibres are apparently transformed into aster-fibres.

The two asters thus formed may separate widely or remain near together. They may slightly precede the sperm-nucleus towards the centre of the egg, or may leave it far behind. In all cases, however, they come to lie near together between or beside the germ-nuclei when these are nearly ready for fusion.

The sperm-asters reach their greatest development just before the union of the germ-nuclei. At this time their fibres extend in all directions nearly to the periphery of the cell, and often form a marked decussation above the egg-nucleus. They then begin to degenerate, however. Their centrosomes lose their centrospheres, lie free in the cytoplasm, and in the vast majority of cases eventually disappear. The aster-fibres break up into rows of granules throughout their whole length almost simultaneously, yet these rows often retain their identity (and therefore mark the former positions of the aster-fibres) until the cleavage-asters are well formed.

In a few preparations it may be determined with a good deal of certainty that the cleavage-centrosomes are identical with those of the sperm-asters, for the new asters (which are to form the cleavage-asters) occasionally begin to develop to a slight extent even before the complete fusion of the germ-nuclei, and before the degeneration of the old aster-fibres has gone on to any considerable extent, in

which case the centrosomes are found in exactly the same position which they occupied at an earlier stage.

In nearly all cases, however, the cleavage-centrosomes appear only after the complete fusion of the germ-nuclei. They are then seen at the ends of the elongated cleavage-nucleus, and may attain a considerable size before the total disappearance of the old radiations.

The cleavage-asters have absolutely no relation with the sperm-asters, except it be in the possession of the same centrosomes.

The centrospheres of the cleavage asters are at first homogeneous. They later increase enormously in size, and acquire a distinct vesicular structure as in the Echinoderms.

The centrosomes are always very small, though sharply defined bodies and vary but little in size how ever large the centrospheres may become.

In the early anaphase of the cleavage-spindle the centrosomes move apart at right angles to the axis of the spindle, and then wander into that portion of the large reticulated centrosphere which lies farthest from the spindle.

About each centrosome an exceedingly delicate aster is formed out of the reticulum of the centrosphere, much as GRIFFIN has described for *Thalassema*. These delicate little asters separate more widely, and their fibres reach out into the surrounding cytoplasm. The large centrospheres are gradually lost by the growth of the new asters and the obliteration of their boundaries.

The fibres of the cleavage-aster at this time extend throughout the whole egg, and are much branched peripherally.

A large proportion of the protoplasm of the cell has become collected about the region of the polar bodies, while the yolk-globules have been gradually packed more closely together towards the opposite pole.

The plane of cleavage passes through the region where the polar bodies were formed. It seems to be determined by the position of the eccentrically-placed germinal vesicle, and the location of the polar spindles rather than by the place of entrance of the spermatozoon.

The egg divides into two cells, and the cleavage-asters begin to degenerate in a manner similar to that of the sperm-asters.

Meanwhile the new asters, which are to form the asters of the second cleavage, have developed to such an extent that the ends of

their fibres reach far beyond the bases of the degenerating fibres of the old cleavage-asters. They increase further in size and form the second cleavage-spindle as usually described. Their centrosomes have remained nearly constant in size.

One of the most remarkable features of these eggs is the great persistence of the degenerating aster-fibres, in the inner aster of the second polar spindle, in the sperm-asters, and in the cleavage-asters.

Sheffield Biological Laboratory
of Yale University, June 1st 1898.

Literature.

1. ANDREWS, E. A., Some activities of polar bodies, in: *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (7. Ser.) V. 1, 1898.
2. BOVERI, TH., Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc., in: *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg*, V. 29, 1895.
3. — Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper etc., in: *Zellen-Studien*, Heft 3, Jena 1890.
4. CARNOY, J. B., et LEBRUN, La fécondation chez l'*Ascaris megalocephala*, in: *La Cellule*, V. 13, 1897.
5. v. ERLANGER, R., Beiträge zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas etc., in: *Arch. mikr. Anat.*, V. 49, 1897.
6. GARNAULT, Sur les phénomènes de la fécondation chez *Helix* etc., in: *Zool. Anz.*, V. 11—12, 1888—89.
7. GRIFFIN, B. B., The history of the achromatic structure in the maturation and fertilization of *Thalassema*, in: *Trans. New York Acad. Sc.*, 1896.
8. HACKER, V., Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage, in: *Verh. Deutsch. zool. Ges.*, 1894.

9. HEIDENHAIN, M., Neue Untersuchungen über die Centrankörper etc., in: Arch. mikr. Anat., V. 43, 1894.
10. HERTWIG, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien, in: Jena. Z. Naturw., V. 20, 1887.
11. HILL, M. D., Notes on the fecundation of the egg of *Sphaerechinus granularis* etc., in: Quart. J. microsc. Sc., V. 38, 1895.
12. KLINCKOWSTRÖM, Beiträge zur Kenntniss der Eireifung und Befruchtung bei *Prostheceraeus vittatus*, in: Arch. mikr. Anat., V. 48, 1897.
13. KORSCHULT, E., Ueber Kerntheilung, Eireifung u. Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Z. wiss. Zool., V. 60, 1895.
14. KOSTANECKI, K., Untersuchungen an befruchteten Echinodermen-eiern, in: Anz. Akad. Wiss. Krakau, 1895.
15. KOSTANECKI u. WIERZEJSKI, A., Ueber das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanz im befruchteten Ei, in: Arch. mikr. Anat., V. 47, 1896.
16. KOSTANECKI u. SIEDLECKI, M., Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma, *ibid.*, V. 48, 1896.
17. KOSTANECKI, K., Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*, *ibid.*, V. 51, 1898.
18. MACFARLAND, F. M., Celluläre Studien an Mollusken-Eiern, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.
19. MARK, E. L., Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestris*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge, V. 6, 1881.¹⁾
20. MEAD, A. D., The origin of the egg centrosomes, in: J. Morph., V. 12, 1897.
21. — Some observations on maturation and fecundation in *Chaetopterus*, *ibid.*, V. 10, 1895.
22. REINKE, F., Zellstudien, in: Arch. mikr. Anat., V. 43.
23. — Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1895.
24. RÜCKERT, J., Zur Befruchtung von *Cyclops strenuus*, in: Anat. Anz., V. 10, 1895.
25. SOBOTTA, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus, in: Arch. mikr. Anat., V. 45, 1895.
26. STAUFFACHER, H., Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea*, in: Jena. Z. Naturw., V. 28, 1893.
27. VERRILL, A. E., Marine Nemerteans of New England, in: Trans. Connecticut Acad., V. 8, 1892.
28. — Supplement to the marine Nemerteans and Planarians of New England, *ibid.*, V. 9, 1895.

29. WATASE, S., Homology of the centrosome, in: J. Morph., V. 8, 1893.
 30. — Origin of the centrosome, in: Woods Holl Biol. Lectures, 1894.
 31. WHEELER, W. M., The behavior of the centrosome in the fertilized egg of *Myzostoma glabrum*, in: J. Morph., V. 10, 1895.
 32. — The maturation, fecundation and early cleavage in *Myzostoma glabrum*, in: Arch. Biol., V. 15, 1897.
 33. WILSON, E. B., and MATHEWS, A. P., Maturation, fertilization and polarity of the Echinoderm egg, in: J. Morph., V. 10, 1895.
 34. WILSON, E. B., Archoplasm, centrosome and chromatin in the Sea-urchin egg, *ibid.*, V. 11, 1895.
 35. ZIEGLER, H. E., Einige Betrachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1896.
 36. CHILD, C. M., The Maturation and fertilization of the egg of *Arenicola marina*, in: Trans. New York Acad. Sci., V. XVI, 1897.
 37. LILLIE, F. R., On the origin of the centres of the first Cleavage spindle in *Unio*, in: Science, V. 5, 1897.
-

Explanation of Plates.

These figures, except where otherwise stated, have been drawn with the aid of a camera lucida from sections of the eggs of *Cerebratulus marginatus*, at a magnification of 500 diameters, by means of a ZEISS 2 mm apochromatic objective and compensating eye-piece No. 4. Because of the thinness of the sections compared with the size of the eggs, it seldom happened that a single section would show all of the essential features of the egg. In order to render a drawing of such an egg readily intelligible, and in order to avoid the necessity of publishing two or more drawings of a single egg, in a few cases these drawings have been reconstructed in the plates, and several sketches combined into one. Except in those cases where the reconstruction consisted merely in the addition of a single centrosome, or some slight detail, from the very next section the fact has been indicated in the explanation of the figure. And in no case have the structures been foreshortened to any considerable extent.

Plates 19.

Fig. 1. Germinal vesicle of ripe egg immediately after leaving the body of the worm, and before the appearance of asters. Most of the stain has been extracted from the mass of the chromatin-network, so that only those granules which are to form the chromosomes remain deeply stained. The nucleolus is stained red in the specimen.

Fig. 2. The first appearance of one of the centrosomes and asters which are to form the polar spindles. A small portion of the nucleus is shown with its indented margin.

Fig. 3. The minute centrosomes and asters of the later polar spindles are widely separated, and lie in two slight indentations of the germinal vesicle. Five, nearly spherical, chromosomes are shown. The stain has been entirely extracted from the yolk-globules, so that they do not appear in the cytoplasmic reticulum.

Fig. 4. The asters have increased greatly in size, and the centrosomes are surrounded with a very conspicuous centrosphere. The nuclear membrane has been pushed in, and dissolved away in the vicinity of the asters. The chromatic network is becoming much less conspicuous. The stain remains in the yolk-globules, so that the cytoplasmic reticulum is not apparent.

Fig. 5. A similar stage in which the centrospheres are very conspicuous.

Fig. 6. The two asters were more widely separated than in the two preceding figures, and their fibres have made their way through the body of the germinal vesicle, leaving its walls intact above and below. The chromosomes lie mostly in the upper portion. The yolk-globules retain their stain only near the periphery of the egg.

Fig. 7. The asters have drawn nearer together, and their fibres are uniting to form a spindle. The nuclear membrane has disappeared entirely. The chromosomes are drawn up near the asters, and are seen to be in direct contact with the aster-fibres. The centrosomes at each pole of the spindle have already divided. Reconstructed.

Fig. 8. A slightly later stage in which the chromosomes are being drawn into the equator of the spindle. Only one of the two centrosomes in each aster is shown. The centrospheres are less evident than at an earlier stage. $\times 750$.

Fig. 9. The first polar spindle is fully formed. It has greatly contracted while moving to its definite position at the periphery of the cell. Only one of the two centrosomes in its outer pole is shown. The spindle is imbedded in the deeply staining protoplasm which was derived from the germinal vesicle.

Fig. 10. The second polar spindle has formed, and is rotating to its definite position. The spermatozoon is seen on the left. Its centrosome, but not its aster, has divided.

Fig. 11. The sperm-centrosomes have separated with the formation of a distinct central spindle. The aster, the halves of which are separating with the formation of a central spindle, has left the spermatozoon far behind to the right.

Fig. 12. Both polar bodies have formed. The radiations remaining in the egg from the second polar spindle are grouped about the chromosomal vesicles which are uniting to form the egg-nucleus. The sperm-nucleus, with its two large asters in close proximity, is moving towards the center of the egg. Reconstructed.

Fig. 13. Six nucleoli in successive stages of dissolution. The two upper, left-hand figures show an inner homogeneous body, staining like chromatin. The next three show a vacuole of increasing size, while of the last only a cup-shaped portion remains. $\times 750$.

Fig. 14. A young sperm-aster which shows its relation to the cytoplasmic reticulum, and to the yolk-globules. Surrounding the centrosphere is a broad area of protoplasmic substance entirely free from yolk — all the yolk-globules having been pushed peripherally. $\times 1500$.

Plate 20.

Fig. 15. First polar spindle. $\times 750$.

Fig. 16. A somewhat abnormal first polar spindle which has become partially divided longitudinally. Cf. the outer pole of the spindle in Fig. 19. $\times 750$.

Fig. 17. First polar spindle with the chromosomes dividing. Both poles of the spindle possess a pair of centrosomes, one pair lying at right angles to the other. $\times 1000$.

Fig. 18. First polar spindle. $\times 750$.

Fig. 19. First polar body forming. The two centrosomes in the polar body are widely separated. Such a figure would result from the further development of the spindle shown in Fig. 16. $\times 750$.

Fig. 20. First polar body nearly separated. But one of the two centrosomes in the polar body is shown. The centrosomes at the inner pole are separating preparatory to the formation of the second polar spindle. $\times 750$.

Fig. 21. The young asters of the second polar spindle. There are two centrosomes in each aster. $\times 750$.

Fig. 22. A later stage in the formation of the second polar spindle. A well developed spindle with a pair of centrosomes is seen in the first polar body. $\times 850$.

Figs. 23 and 24. Two sections of the same egg, showing that the centrosomes sometimes lie on that side of the sperm-nucleus which lies opposite the egg-nucleus. The radiations of the inner pole of the second polar spindle have nearly disappeared.

Fig. 25. The sperm-nucleus with its pair of centrosomes and enormously developed aster approaching the egg-nucleus.

Fig. 26. The two germ-nuclei lie nearly in contact. To the right and to the left are the two sperm-asters with exceedingly large, coarse fibres. Owing to its more favorable position the aster on the left is much larger than that on the right. The sperm-nucleus is the lower of the two, and in the preparation is equal to the egg-nucleus in size. Below the polar bodies may still be seen the darkly stained protoplasm which was derived from the germinal vesicle. The centrosomes are without centrospheres and lie naked in the cytoplasm.

Fig. 27. A stage similar to the last, but the egg is cut very obliquely. One of the germ-nuclei is shown with the pair of enormously developed sperm-asters, which, in this case, are of equal size. The other germ-nucleus, which lies in the following sections, is indicated only in outline. Reconstructed.

Fig. 28. The germ-nuclei are fusing. The rays of the asters are very irregular and broken, although they reach nearly to the periphery of the egg. They are plainly degenerating. As in Fig. 26, the fibres of the left aster are several times as long as those of the right. The centrosomes, as well as the centrospheres, have entirely disappeared, and are not to be found anywhere in the egg.

Fig. 29. The germ-nuclei are fusing in a pseudopod-like process. The degenerating aster-fibres radiate in all directions from the vicinity of the germ-nuclei, and do not have definite foci at any point. No centrosomes can be found.

Fig. 30. The germ-nuclei have fused. A pair of very minute, but distinct centrosomes, with mere traces of developing asters, are seen in a position exactly corresponding with that occupied by the sperm-centrosomes and -asters in Fig. 26. The irregular fibres of the old radiations of the sperm-asters are still to be seen, but they apparently bear no relation to the new asters.

Plate 21.

Fig. 31. This stage follows that shown in Fig. 30. The germ-nuclei have fused completely, and the cleavage-asters have begun to develop. The remains of the old sperm-asters are seen throughout the cell, as in Figs. 29 and 30, although they are much less distinct.

Fig. 32. The cleavage-nucleus is elongated towards the young cleavage-asters. The degenerating radiations of the sperm-asters are still evident. The nuclear membrane has begun to dissolve away in the immediate vicinity of the asters.

Fig. 33. The cleavage-nucleus is still more elongated, and the chromosomes are forming. All traces of the old radiations of the sperm-asters have disappeared. A distinct centrosphere has been formed about each centrosome.

Fig. 34. The cleavage-spindle is nearly formed by the meeting of fibres from opposite asters. The nuclear membrane still remains intact above and below. The chromosomes lie in a zone midway between the two asters. The yolk-globules are so deeply stained that they obscure the cytoplasmic reticulum. It will be seen that the yolk is collecting at the lower pole of the egg, while the upper pole is occupied by protoplasm alone.

Fig. 35. The rod-like chromosomes of the cleavage-spindle are dividing. The centrospheres have increased greatly in size, and are much less homogeneous than earlier. Each centrosphere contains two minute centrosomes in its centre.

Fig. 36. The asters at the ends of the spindle have increased in size during the early anaphase. The fibres and granules left at the equator of the spindle stain very deeply. The centrospheres continue to increase in size. The two minute centrosomes contained in each are no larger than in the previous figure. A slight indication of a sort of central spindle is seen in the pair at the left-hand pole.

Fig. 37. A pathological cleavage-spindle in the early anaphase. To all appearances the egg-substance has been disturbed so as to cause a partial rotation of the peripheral portions of the spindle from right to left. The centrospheres have entirely disappeared, but the pair of minute centrosomes at each pole of the spindle have retained their former positions.

Fig. 38. The asters are still increasing in size. Those fibres directed towards opposite halves of the cell, instead of crossing as formerly, bend outwards where they come in contact at the equator. The two centrosomes in each of the greatly enlarged centrospheres have separated and passed towards its outer border. Each centrosome has increased slightly in size, and is imbedded in a homogeneous matrix from which a few delicate radiations extend into the substance of the surrounding centrosphere. These are shown in Fig. 38a, which also shows the vesicular or reticular character of the centrosphere. Fig. 38a is enlarged about 1500 diameters.

Fig. 39. The early telophase. The aster-fibres have elongated until they reach nearly to the periphery of the egg. The centrospheres are greatly swollen, and no longer possess a definite outline. The pair of minute asters, which were noticed in Fig. 38, have become much more evident, and have migrated outward nearly to the periphery of the centrospheres. They are, in consequence, widely separated from the chromosomal vesicles.

Fig. 40. The first division is just completed. The enormous centrospheres which characterized the preceding stage have disappeared entirely. The old radiations may still be followed nearly to the periphery of the cell, but have become irregular and much less distinct. The new asters are increasing rapidly in size. Their radiations are sharply defined, though delicate, and extend among the inner portions of the old rays. Each nucleus has a slight indentation on the side next the asters. Reconstructed.

Fig. 41. *Micrura caeca*. Spermatozoon just within the egg. $\times 1000$.

Fig. 42. *C. marginatus*. Spermatozoon with young aster. $\times 750$.

Fig. 43. The sperm-centrosome has divided, but not the aster. $\times 750$.

Fig. 44. The sperm-centrosomes are separating with the formation of a delicate central spindle. $\times 750$.

Fig. 45. The sperm-asters are dividing. A beautiful central spindle is seen between the centrosomes. The rays from the two asters cross each other. Between the asters, and running at right angles to a line joining them, are seen the degenerating fibres of the middle portion of the original aster. $\times 750$.

Fig. 46. The central spindle between the two sperm-asters is disappearing, while above and below it are seen the degenerating fibres of the original sperm-aster. The spermatozoon is being left behind. $\times 750$.

Fig. 47. The sperm-asters have separated almost completely. $\times 750$.

Fig. 48. *Micrura caeca*. Transverse section of a first polar spindle before the division of its sixteen chromosomes. $\times 1000$.

Fig. 49. *M. caeca*. The formation of the first polar body. $\times 1000$.

Fig. 50¹⁾. *M. caeca*. The greatly elongated germ-nuclei lie in contact with the cleavage-asters at their extremities. This is an exceptional case in which the cleavage-spindle is formed without the complete fusion of the germ-nuclei. \times 500.

Fig. 51¹⁾ *Cerebratulus leidyi*. First polar spindle. Spermatozoon with young aster. \times 500.

1) It will be observed that Figs. 50, 51 are drawn at the same magnification as Figs. 31—40. This will show the great difference in size which exists between the eggs of these species of Nemerteans.

Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen.

II. Die Entwicklung der äussern Form.

Von

Dr. August Brauer in Marburg.

Hierzu Tafel 22—25.

Im ersten Beitrag ¹⁾ wurde die Entwicklung der äussern Form bereits bis zu demjenigen Stadium dargestellt, auf welchem das Medullarrohr gebildet war und der Blastoporus sich bis auf den hintersten Abschnitt, welcher in den definitiven After übergeht, geschlossen hatte; zum Theil zeigte der Embryo bereits weitere Differenzirungen, wie die Bildung von Ursegmenten, die Anlage der Hirnblasen, doch wurde darauf weniger genau eingegangen. In diesem Beitrag, welcher die weitere Entwicklung der äussern Form bis zum fertigen Thier schildern soll, nehme ich als Ausgangspunkt dasjenige Stadium, auf welchem Ursegmente äusserlich noch nicht hervortreten, aber ihre Bildung schon begonnen hat. Da dieses bereits vor dem Schluss des Medullarrohrs und des Blastoporus geschieht, so muss ich einige Stadien, welche bereits im ersten Beitrag gegeben wurden, wiederholen, doch stellen die hier gegebenen Figuren andere Embryonen dar.

Das häufigere Vorkommen von *Hypogeophis rostratus* hat es bedingt, dass ich von dieser Art eine weit grössere Anzahl erhalten habe als von der kleinern Form, *H. alternans*. Ich lege deshalb der nachfolgenden Darstellung die grössere Art zu Grunde und füge zum

1) Diese Zeitschr., V. 10, Anat., 1897.

Schluss noch einige Stadien von *H. alternans* bei, um die wenigen Unterschiede, welche hauptsächlich die Grösse betreffen, zu zeigen. Auch von *H. rostratus* werde ich hier nicht alle Stadien, welche ich erhalten habe, abbilden und besprechen, besonders gilt dies für die ältern Stadien, weil die Darstellung der hier sich noch abspielenden Veränderungen besser im Zusammenhang mit derjenigen des mikroskopischen Bildes gegeben wird; auch auf andere Bildungen, wie die Hautsinnesorgane, Tentakel, Kloake, werde ich erst in den die Organogenie behandelnden Beiträgen eingehen, und weiter verschiebe ich allgemeine Erörterungen auf später. Hier kommt es mir in erster Linie nur darauf an, eine Uebersicht über die Entwicklung der äussern Form zu geben, welche den spätern Beiträgen zu Grunde gelegt werden und ihre Darstellung erleichtern soll.

Die Figuren stellen nur solche Embryonen dar, welche mit 0,5-proc. Chromsäure fixirt sind, weil bei ihnen die äussere Form am besten sich erhalten hat, während die mit Chromosmiumessigsäure oder Sublimat behandelten entweder zu dunkel sind oder Schrumpfun gen der äussern Haut zeigen.

Um Raum zu sparen, habe ich nur wenige Totalbilder gegeben, doch werden sie genügen, um die Lage des Embryos auf dem Dotter, die Art seines Wachsthums u. a. zu zeigen, auch verweise ich auf die Totalbilder, welche P. u. F. SARASIN¹⁾ in ihren Arbeiten gegeben haben.

Die Figuren²⁾ der Tafel 22, der Tafel 23 ausser den Figg. 17 und 28, der Tafel 24 ausser den Figg. 41 c und 45 sind 9fach, die Figg. 17, 28, 41 c, 45, 51—53 sind 6fach und endlich die Figg. 46—50, 54 und 55 der Tafel 25 sind 2fach vergrössert.


Die Darstellung zerfällt in vier Theile; der erste wird die Entwicklung bis zur Sonderung der Hirnabschnitte umfassen, der zweite die Ausbildung des Kopfes, der dritte die Bildung des Schwanzes und der vierte diejenige des übrigen Körpers. Eine Eintheilung der Entwicklung in mehrere Perioden halte ich nicht für zweckmässig, weil die ganze Entwicklung in den Eihüllen sich abspielt und Abschnitte durch grössere Pausen oder dergl. sich nicht begrenzen lassen, ohne dass die Darstellung verschiedener Theile zerrissen würde.

1) P. u. F. SARASIN, in: *Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon* in den Jahren 1884—1886, V. 2.

2) Im ersten Beitrag ist irrthümlich angegeben, dass die Oberflächenbilder bei 12facher Vergrösserung gezeichnet sind; es muss „6fache“ heissen.

I. Die Entwicklung der äussern Form bis zur Sonderung der Hirnabschnitte.

Das letzte Stadium, welches äusserlich noch keine Ursegmente erkennen lässt, ist das in Fig. 1 wiedergegebene. Die Medullarplatte beginnt sich an den Rändern aufzufalten, die Medullarrinne ist noch wenig tief, der Blastoporus noch weit offen, seitlich sind seine Ränder stärker verdickt, sie mögen Schwanzlappen genannt werden. Der Embryo lässt durch eine Einschnürung, welche im ersten Drittel etwa gelegen ist, ausser dem hintersten, den Blastoporus umgebenden Theil noch zwei weitere Abschnitte unterscheiden, einen vordern, vorn zugespitzten und einen mittlern, welcher nach hinten zu zuerst an-, dann wieder abschwillt. Aeusserlich ist, wie gesagt, noch keine Segmentirung zu erkennen; indessen, wenn man den Embryo vom Dotter abpräparirt und von der Unterseite betrachtet, so sieht man (Fig. 1 a), dass in Wirklichkeit die Bildung der Ursegmente bereits begonnen hat. Es sind 4 Segmente vorhanden, welche aber verschieden scharf ausgeprägt sind. Am schärfsten ist das letzte begrenzt, etwas schwächer das nach vorn sich diesem zunächst anschliessende, und nur zwei sehr schwache Querfurchen lassen noch vor diesen zwei weitere Anlagen von Segmenten unterscheiden. Aus dieser Verschiedenheit in der Höhe der Ausbildung lässt sich schon schliessen, dass das letzte am weitesten vorgeschrittene das zuerst gebildete Segment ist, das vorderste das jüngste, und dieser Schluss wird auch, wie schon hier bemerkt sei, durch die Untersuchung der Schnittserien durch frühere Stadien bestätigt. Die Segmente gehören dem mittlern Abschnitt des Embryos an, im vordern ist keine Spur von Segmentirung des Mesoderms zu erkennen; sie liegen weiter, wie Fig. 1 a zeigt, ausser dem ersten im Bereich desjenigen Theils, in welchem die Chorda noch nicht fertig gebildet und noch nicht vom Entoderm unterwachsen ist. Der helle, vor dem Blastoporus liegende Knopf in Fig. 1 a ist bedingt durch die Umrollung, welche der Umschlag der vordern Lippe des Blastoporus auf diesem Stadium zeigt (vergl. die Figg. Q und U des ersten Beitrags).

Auf einem etwas ältern Stadium (Fig. 2), auf welchem die Aufaltung der Medullarplatte weiter vorgeschritten ist, so dass auf einem Querschnitt durch den mittlern Abschnitt des Embryos dieselbe die Form eines breiten  zeigt, wird auch äusserlich durch zwei seichte, quere Einsenkungen, welche sich auch auf der Medullarplatte, die dem Mesoderm noch dicht aufliegt, abprägen, der Beginn der Segmentirung

angezeigt. Eine Untersuchung desselben Embryos von der Unterseite (Fig. 2a) lehrt, dass die Zahl der Segmente noch dieselbe ist wie auf dem Stadium der Fig. 1, nur dass die 4 gebildeten bis auf das erste stärker hervortreten; in ihrem Bereich ist weiter die Chorda ausgebildet und vom Entoderm unterwachsen. Der Blastoporus wird durch das Entgegenwachsen der beiden Schwanzlappen von den Seiten her eingeengt und α -förmig; die vordere Erweiterung entspricht dem Canalis neurentericus, die hintere wird zum After.

Da nach vorn zu auch weiterhin keine neuen Segmente mehr angelegt werden, wenigstens keine, welche noch ein Cölom erkennen lassen, so ergibt sich, dass das 4. Segment oder, wie es genauer bezeichnet werden kann, das erste Vornierensegment das zuerst auftretende Segment ist, dass die Segmentirung dann von hier aus nach vorn zu zunächst fortschreitet. Erst von dem Stadium der Fig. 3 ab beginnt dieselbe vom 4. Segment auch nach hinten einzutreten. Das Medullarrohr ist bei diesem Embryo bereits im Grenzgebiet des vordern und mittlern Abschnitts zum Schluss gekommen, wenn auch die Naht noch deutlich ist, und der Blastoporus ist im vordern Theil sehr stark eingeengt. Von den vordern 4 Ursegmenten ist jetzt ausser dem 3. und 4. auch das 2. sichtbar geworden; da die Medullarplatte in Folge der Zusammenkrümmung nicht mehr seitwärts die Segmente so weit bedeckt wie früher, erscheinen diese breiter. Hinter dem 4. Segment sind äusserlich noch keine weiteren erkennbar, wohl aber bei der Betrachtung des Embryos von der Unterseite (Fig. 3a), und zwar sind 3 angelegt; nach ihrer fast gleich starken Ausbildung kann man wohl schliessen, dass sie auch ziemlich gleichzeitig sich aus der continuirlichen Mesodermmasse sondern. Die Chorda ist im hintersten Abschnitt auch auf diesem Stadium noch nicht fertig gebildet. Auch auf dem nächsten Stadium (Fig. 4 u. 4a), auf welchem bereits 8 Segmente vorhanden sind, ist von den hintern äusserlich nichts zu sehen, es ist aber jetzt auch das erste der 4 vordern durch eine Furche deutlich abgegrenzt. Dagegen zeigt der Embryo (Fig. 5) ein 5. und 6., und nun schreitet die Abschnürung von Segmenten von vorn nach hinten successive fort, je mehr der Embryo in die Länge wächst. Die Figuren der Tafel 22 lassen dies ohne weiteres erkennen. Anfangs ist das 4. Segment das grösste und tritt am schärfsten äusserlich hervor, und von ihm nehmen die andern sowohl nach vorn wie nach hinten zu in Bezug auf Grösse und Deutlichkeit ab; indessen sehr bald verliert sich dieser Unterschied, nur die letzten oder jüngsten Segmente sind natürlich schwächer ausgebildet als die vor ihnen

liegenden. Für die Segmentirung des Embryos von *Hypogeophis* ergibt sich mithin das Resultat, dass nicht das 1. Segment das älteste ist, die nachfolgenden um so jünger, je weiter sie vom 1. entfernt sind, sondern dass die Segmentirung ungleichmässig verläuft, indem das 4. oder das erste Vornierensegment zuerst sich anlegt, dann von hinten nach vorn das 3., 2. und 1. folgen und jetzt erst das 5., 6. u. s. w. in regelmässiger Folge gebildet werden.

Nachdem die Segmentirung begonnen hat auch nach hinten fortzuschreiten, treten andere Differenzirungen des Embryos auf. Wie die Figg. 3 a und 4 a zeigen, wird die Chordabildung auch hinten beendet; als ein schmaler Strang lässt sie sich, da die dünne, unter ihr liegende Entodermplatte sich den Formen der Ursegmente und der Chorda anpasst und so das Bild nicht verändert, zwischen den Ursegmenten liegend vom Blastoporus bis in den vordern Abschnitt hinein verfolgen. Weiter haben sich (Fig. 4, 5, 6) die Schwanzlappen genähert und sind zum Schwanzwulst verschmolzen; dadurch ist die vordere Erweiterung des Blastoporus geschlossen, oder, was dasselbe ist, der hinter dem Schwanzwulst liegende Rest des Blastoporus ist zum After geworden. Wie aus den Figg. 4 und 5 ersichtlich ist, können zeitliche Variationen in Bezug auf den Ablauf dieser Vorgänge eintreten, indem beim Embryo Fig. 4 der Schwanzwulst bereits gebildet ist, bei dem andern, Fig. 5, obwohl sonst ältern, noch nicht.

Während diese Veränderungen bereits genauer und unter Berücksichtigung der Schnitte im ersten Beitrag geschildert wurden, ist die Bildung der Hirnblasen wenig berührt worden. Es wurde dort nur beschrieben — und die Figg. 3 und 4 zeigen dasselbe wieder — dass der Schluss des Medullarrohrs in der Regel zuerst an der Grenze zwischen dem vordern und mittlern Abschnitt des Embryos erfolgt, dann in der vor dem Blastoporus gelegenen Partie und zuletzt auch in den übrigen Theilen.

Bis zu dieser Zeit konnte man nur die drei genannten Abschnitte am Embryo unterscheiden. Der vordere, welcher auf den frühern Stadien (Fig. 1, 2) einen verhältnissmässig grossen Theil des Embryos, etwa ein Drittel, einnahm, tritt auf den spätern Stadien mehr und mehr zurück, weil der mittlere Abschnitt durch schnelles Auswachsen in die Länge bald die andern übertrifft. Noch bevor der Schluss des Medullarrohrs ganz erfolgt ist (Fig. 4), bemerkt man, dass im Grenzgebiet zwischen dem vordern und mittlern Abschnitt eine neue seitliche Einkerbung auftritt, welche einen weitem Theil unterscheidbar macht. Der vorderste entspricht der Vorder- und Mittelhirngegend,

der zweite, ziemlich kurze, fast gleich breite derjenigen des Hinterhirns, und sie ist durch die genannte Einkerbung von der folgenden, der des Nachhirns, getrennt, welche aber selbst vom übrigen Medullarrohr hinten nicht abzugrenzen ist.

Nachdem die Sonderung der Hirnblasen eingeleitet ist, folgen die Veränderungen im vordern Theile des Embryos rasch auf einander. Am vordersten Abschnitt bemerkt man (Fig. 5) 2 von aussen schräg nach der Mitte verlaufende Furchen, welche den Beginn der Bildung der Augenblasen anzeigen und weiter den Abschnitt in zwei sondern lassen, welche dem Vorderhirn mit den Augenblasen und dem Mittelhirn entsprechen. Das letztere erscheint auf diesem Stadium (Fig. 5) als der abschwellende Theil des Vorderhirns und tritt noch wenig als selbständiger Hirnabschnitt hervor; dies ändert sich aber, sobald die Augenblasen sich schärfer vom Vorderhirn absondern und seitlich vorspringen (Fig. 6—10). Dadurch wird die Vorderhirn- von der Mittelhirngegend in Folge der ungleichen Breite beider leicht abtrennbar; später wird auch die Partie zwischen beiden selbständiger und zeigt die Lage des Zwischenhirns an. Eine genaue Abgrenzung der 3 Hirnblasen nur auf Grund der Verschiedenheiten der äussern Form ist aber nicht möglich. Nach hinten zu wird das Mittelhirn durch eine immer schärfer einschneidende Querfurche, welche sowohl in der dorsalen wie in der seitlichen Ansicht (Fig. 7, 8, 9, 9a) auffällt, gegen das Hinterhirn abgesondert. Dieses ist zwar etwas schmaler gegen früher geworden, hat aber im Ganzen noch die cylindrische Form beibehalten. Wie vorn ist es auch hinten durch eine Querfurche begrenzt, ihm ist mit breiter Fläche das Nachhirn angefügt, welches allmählich an Breite abnimmt und Anfangs ohne jegliche Grenze in das Rückenmark übergeht, bald aber im Oberflächenbild als Hirnabschnitt schärfer sich von letzterm absondert, indem die Nackenkrümmung beginnt (Fig. 8, 9, 9a, 10).

Ehe ich weiter gehe, mögen noch einige andere Bildungen, welche sich auf diesen frühen Stadien abspielen, besprochen werden.

Schon auf jüngern Stadien (vergl. die Figuren des ersten Beitrags und die hier gegebenen Figg. 2 und 3) ist der Embryo von zwei Höfen umgeben, einem äussern, welcher den Embryo vorn in weitem Bogen umschliesst, und von einem innern, weniger breiten, welcher vom hintern Rande des vordern Abschnitts aus seitwärts und caudalwärts sich erweitert und dessen seitliche Grenzen hinten mit denen des äussern Hofes zusammenfallen.

Der äussere weite Hof entspricht der Ausdehnung des Urdarms,

der innere dagegen derjenigen des Mesoderms. Da hier drei Schichten über einander liegen, vorn aber nur zwei, so erscheint im Oberflächenbild der erstere weisslicher, doch können diese Farbenunterschiede mitunter weniger deutlich hervortreten, und dann erscheinen die beiden Höfe wie ein einziger, wie es z. B. Fig. 3 zeigt. Im Laufe der weitem Entwicklung erleiden auch diese beiden Höfe Veränderungen: einmal nehmen sie, besonders der innere, mit dem Auswachsen des Embryos an Länge zu, und weiter werden sie mit der bald eintretenden Zusammenziehung der ganzen Embryonalanlage schmaler. Da ferner auch der Embryo nach vorn auswächst und der Urdarm seine ursprüngliche Breite mehr und mehr verliert (Fig. 5—10), so rückt die vordere Grenze des äussern Hofes dem Kopfe immer näher und damit auch der vordern Grenze des innern Hofes und fällt schliesslich mit ihr zusammen, so dass auf ältern Stadien der Embryo nur noch von einem einzigen Hof umgeben ist; derselbe beginnt hinten am Kopfteil, schwillt dann etwas an, verliert in der Mitte des Embryos wieder an Breite, erweitert sich caudalwärts aber wieder und umschliesst hier noch den After.

Von dem bisher geschilderten Theile der Entwicklung haben die beiden SARASIN nur zwei Stadien von *Ichthyophis* erhalten. Das erste (ihre fig. 16) entspricht etwa dem Stadium von *Hypogeophis*, welches in der Fig. 2 dargestellt ist, zeigt aber einige Unterschiede. Am vordern Abschnitt finden sich zwei Einkerbungen jederseits, welche die Forscher als die Sonderung der Hirnblasen deuten. Indessen glaube ich nicht, dass diese Deutung richtig ist, weil die übrigen Stadien sehr mit denen von *Hypogeophis* übereinstimmen und hier jener Vorgang erst später eintritt, obwohl, wie die weitere Darstellung ergeben wird, die Entwicklung der meinigen Form viel abgekürzter verläuft als diejenige von *Ichthyophis*. Meiner Ansicht nach sind jene Einkerbungen auf ungünstige Conservirung zurückzuführen. Das zweite Stadium (fig. 17 u. 18) ist ohne Schwierigkeit etwa dem Embryo von *Hypogeophis* der Fig. 10 gleich zu setzen: es zeigt die beendete Anlage der Hirnblasen. Die geringe Zahl von Stadien ist auch Schuld daran, dass die Forscher über die Höfe nicht völlige Klarheit gewonnen haben. Aus ihren Figuren möchte ich aber entnehmen, dass diese sich ebenso verhalten wie bei *Hypogeophis*. Auffallend spät scheinen bei *Ichthyophis* die Ursegmente äusserlich hervorzutreten, indem nach der Schilderung der Autoren auf dem Stadium, auf welchem die Hirnblasen bereits deutlich abgegrenzt sind, zwar schon eine grosse An-

zahl von Segmenten angelegt ist, aber noch kein einziges äusserlich sichtbar ist.

II. Die Entwicklung des Kopftheils.

Die wichtigsten Veränderungen, welche die äussere Form des Kopfes erleidet, sind hauptsächlich bedingt durch folgende drei Factoren: 1) durch die starken Krümmungen des Gehirnabschnitts, 2) durch die Anlage der Sinnesorgane und Ganglien und 3) durch die Bildung und Angliederung des Visceralapparats.

Auf den frühesten Stadien, auf welchen die einzelnen Hirnblasen bei oberflächlicher Betrachtung gegen einander abgegrenzt erscheinen, bildet die Kopfaxe eine fast gerade Linie; eine geringe Krümmung ist zwar vorhanden, doch betrifft sie gleichmässig alle Theile, weil sie durch die Lage des Embryos auf dem kugligen Dotter bestimmt wird. Die Augenblasen liegen etwas schief nach hinten gerichtet, Anfangs nur wenig tiefer als die dorsale Wand der Vorderhirngegend. Diese Verhältnisse ändern sich indessen sehr bald. Es möge zunächst die allgemeine Gestalt und Lageverschiebung des ganzen Kopftheils ins Auge gefasst werden. Schon von dem Stadium, welches Fig. 6 darstellt, kann man feststellen, dass der Kopf sich vorn vom Dotter ablöst, ihn nach vorn zu frei überwächst, das Vorderhirn mithin mit den Augenblasen ihm nicht mehr direct aufliegt; weiter beginnt dieser vordere Abschnitt sich ventralwärts einzukrümmen, d. h. die Scheitelbeuge tritt auf. Eine andere Krümmung der Axe macht sich zwischen dem Nachhirn und Rückenmark bemerkbar, indem das erstere über die Höhe des letztern sich erhebt, zu ihm plötzlich abfällt; es ist die Nackenbeuge. Die Figg. 10—15, besonders die Profilansichten lassen deutlich verfolgen, wie beide Krümmungen allmählich an Bedeutung gewinnen. Sie sind bei den verschiedenen dargestellten Embryonen verschieden stark ausgebildet, z. B. auffallend schwach die Nackenkrümmung bei dem Embryo der Fig. 14; ob diese Verschiedenheiten in einer verschieden guten Conservirung ihre Ursache haben oder ob sie nur als zeitliche Variationen aufzufassen sind, möge dahingestellt bleiben. Auf spätern Stadien (vergl. Taf. 23) tritt die Nackenkrümmung überall deutlich hervor. Weit mehr als durch diese, welche Kopf und Rumpf äusserlich von einander abgrenzt, wird die äussere Form des Kopfes durch die Scheitelbeuge beeinflusst. Es wurde schon erwähnt, dass der vorderste Abschnitt nach vorn über den Dotter vorwächst und weiter auch abwärts sich einkrümmt. An dieser Krümmung nimmt die ganze Region, welche Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn

einschliesst, Theil, und sie erfolgt derart, dass die Axe in der Mittelhirngegend eine Knickung erleidet; Vorder- und Zwischenhirn werden so zuerst unter einem stumpfen Winkel gegen die hintern Hirnabschnitte gestellt. Der Winkel wird bald ein rechter, ja in spätern Stadien wird er sogar ein spitzer. Vorder- und Zwischenhirn bilden alsdann die Stirnfläche, das Mittelhirn liegt an der Spitze des Embryos auf dem Krümmungspunkt, die ersten beiden Blasen noch etwas überragend. Diese starken Krümmungen, welche in allen Figuren der Tafel 23 und vielen der Tafel 24 sofort auffallen müssen, bleiben indessen nicht erhalten. Auf den ältern Stadien (Taf. 24, Fig. 40, 41 c und 45, und Taf. 25), auf welchen die Ausbildung des Schädels beginnt, bilden sich die Krümmungen oberflächlich wieder fast ganz zurück, die Mittelhirngegend verschiebt sich wieder nach hinten, während diejenige des Vorderhirns wieder wie vor dem Beginn der Krümmungen die Spitze des Kopfes einnimmt. Der Kopf flacht sich mehr und mehr ab. Da diese Rückkrümmung ohne Kenntniss der Entwicklung des Schädels und der Umbildung des Gehirns nicht verständlich gemacht werden kann und da in letzter Zeit PETER¹⁾ diese Verhältnisse schon ziemlich ausführlich behandelt hat, so verweise ich vorläufig auf diese Arbeit und verschiebe Weiteres auf die spätere ausführliche Darstellung.

Die beiden SARASIN und weiter besonders BURCKHARDT²⁾ haben in ihren Untersuchungen schon darauf hingewiesen, dass diese Krümmungen einen für die Amphibien ganz ungewöhnlich grossen Umfang gewinnen, einen derartig grossen, dass die Gymnophionen-Embryonen ein Ansehen zeigen wie das von solchen der Selachier und Amnioten. BURCKHARDT misst den starken Krümmungen eine grosse Bedeutung für die Phylogenie bei, im Gegensatz zu BALFOUR, welcher der Ansicht ist, dass diese Kopfform erst als Folge der Unterdrückung des freien Larvenlebens sich ausgebildet habe. Ich möchte hier nur hervorheben, dass ich mich vorläufig der Ansicht von BURCKHARDT anschliesse, und weiter, dass ich die Gymnophionen nicht nur für die ältesten Amphibien halte, sondern auch glaube, dass es diejenigen Formen sind, welche die Reihe von den Selachiern zu den Amnioten weiterführen, von welcher Reihe die übrigen Anamnier sich mehr oder weniger weit abgezweigt haben, trotzdem die erwachsenen lebenden

1) PETER, K., Die Entwicklung und functionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*, in: *Morph. Jahrb.*, V. 25, 1898.

2) BURCKHARDT, R., Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von *Triton* und *Ichthyophis*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 52, 1891.

Formen in Folge der eigenthümlichen Lebensweise sehr stark in manchen Punkten secundär modificirt sind. Ich kann mich deshalb auch nicht einverstanden erklären mit den Versuchen, die Gymnophionen den Urodelen einzuordnen, sondern stelle sie als eine selbständige Gruppe an den Anfang der Amphibien, und aus ihnen haben sich erst die Urodelen und weiter von diesen die Anuren entwickelt, und weiter führen sie zu den Amnioten über. Diese Ansicht gründet sich nicht allein auf die starke Ausbildung der Kopfkrümmungen und anderer Verhältnisse des Gehirns, welche P. und F. SARASIN und besonders BURCKHARDT aufgedeckt haben, sondern auch noch auf andere Thatfachen, welche zum Theil noch in diesem Beitrag erwähnt werden. Doch muss ich eine ausführliche Darlegung und Begründung der Ansicht auf später verschieben, da die Kenntniss der Entwicklung anderer wichtiger Organsysteme unbedingt nothwendig ist.

Nach dieser kleinen Abschweifung, zu welcher die durch die starke Ausbildung der Kopfkrümmungen bewirkte ausserordentlich grosse Aehnlichkeit der Embryonen mit denen der Selachier und Amnioten Anlass gab, nehme ich die Schilderung der äussern Entwicklung des Kopftheils wieder auf.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Kopfkrümmungen schreitet auch diejenige der einzelnen Gehirnabschnitte fort. Das Vorderhirn stellte sich nach seiner Abgrenzung vom Zwischenhirn als eine längliche, vorn abgerundete Vorwölbung dar, welcher seitlich die Augenblasen ansitzen. Wie deutlich aus der Fig. 10a, welche die spätere Stirnfläche des Embryos wiedergiebt, hervorgeht, ist am Vorderhirn noch nichts von den Hemisphären zu erkennen. Erst vom nächsten Stadium (Fig. 11a) treten zwei Vorwölbungen zwischen den Augenblasen auf, welche die Anlagen der Hemisphären anzeigen. Die Augenblasen, welche Anfangs nur als breite, seitliche Ausbuchtungen erschienen, werden durch eine mehr und mehr einschneidende Ringfurche schärfer von dem Vorderhirn abgesondert, und es treten auch bald die Stiele deutlich hervor. Die Blasen stehen mit ihren Stielen nicht in einem rechten Winkel zur Hirnaxe, sondern sind etwas schräg von vorn nach hinten gerichtet. Mit dem Beginn der Scheitelbeuge tritt eine weitere Verlagerung ein, indem sie ebenfalls mit dem Vorderhirn ventralwärts geführt werden, so dass sie nicht mehr vor, sondern unter das Mittelhirn allmählich zu liegen kommen (Fig. 9—15). Als starke, halbkuglige Vorwölbungen sitzen sie der Vorderhirnbasis seitlich an, ihre Stiele treten oberflächlich dagegen mehr und mehr zurück.

Eine weitere Verschiebung erfolgt dann noch durch die Anlage des Geruchsorgans, doch werde ich hierauf erst unten näher eingehen.

Ueber die Zwischenhirnpartie ist wenig zu sagen. Abgesehen von der durch die Scheitelbeuge veranlassten Verlagerung, machen sich oberflächlich die Veränderungen dieses Hirnabschnitts wenig bemerkbar. Anfangs ist sie als die verschmälerte Partie, welche Vorderhirn- und Mittelhirngegend mit einander verbindet, abgesetzt, später zeigt eine mehr oder weniger deutlich hervortretende Vorwölbung ihre Lage an, z. B. Fig. 20—35. Die Mittelhirngegend springt in Folge der durch die Kopfkrümmung bewirkten Verschiebung an das vorderste Ende des Embryos am meisten von allen Theilen hervor; nach hinten war sie Anfangs durch eine Querfurche (Fig. 6—9) vom Hinterhirn scharf abgegrenzt, diese verliert sich aber sehr bald, und wenn auch die noch eine Zeit lang sich erhaltende seitliche Einkerbung an dieser Stelle verschwunden ist, bilden Mittel- und Hinterhirn und, wie gleich hinzugefügt werden kann, bald auch das Nachhirn eine continuirliche, ungetheilte, ziemlich gleich breite Masse, und erst der durch die Nackenbeuge bedingte plötzliche Abfall giebt wieder eine schärfere Marke für das hintere Ende des Kopfes ab (Fig. 11—15). Wenn somit auch jene einzelnen den drei letzten Hirnabschnitten im Wesentlichen entsprechenden Partien des Kopfes gegen einander nicht scharf abgegrenzt sind, so werden doch andere Differenzirungen am Kopfe äusserlich sichtbar, welche über die Lage der drei Hirnblasen auch schon bei blosser Oberflächenbetrachtung einen Aufschluss gestatten, das sind die Anlage des Ganglion Gasseri am Mittelhirn und diejenige des Gehörorgans am Hinterhirn.

Der Embryo, welcher in Fig. 7 abgebildet ist, ist der jüngste, an welchem jederseits am Mittelhirn eine längliche Verdickung erkennbar ist. Auf diesem und auch noch auf den nächsten Stadien (Fig. 8, 9) erscheint sie meist als eine einfache Ausweitung der Mittelhirnwand, bald aber (Fig. 10, 11) erkennt man, dass der Längswulst mehr und mehr als selbständigere Bildung sich absondert. Eine Längsfurche trennt ihn vom Mittelhirn, und ebenso (Fig. 10b, 11b) löst er sich schärfer von der Mesodermmasse des Mandibularbogens ab. Zugleich rundet die Verdickung sich etwas ab und erscheint, von oben gesehen, als eine halbkuglige, an der Basis des Mittelhirns liegende Masse (Fig. 12, 13, 15). Sie stellt die Ganglienleiste dar, aus der sich die hintere Portion des Trigeminalganglions entwickelt. Ausser diesem Knoten treffen wir aber vom Stadium der Fig. 12 an, also ziemlich viel später, als jene Anlage sichtbar wurde, noch einen andern.

Von der hintern Portion und, wie die Seitenansicht (Fig. 12a) lehrt, etwas mehr dorsalwärts sieht man eine kleinere Verdickung, die von Anfang an nicht so enge Beziehungen zum Mittelhirn aufweist. Sie erscheint, von oben betrachtet, in der Form ganz gleich, und auch in den Seitenansichten ist das Bild ein ähnliches wie das der hintern Portion (Fig. 13, 13a). Sie rückt allmählich etwas tiefer (Fig. 14—24) und lagert sich mehr und mehr der hintern Portion eng an, und beide erscheinen schliesslich im Oberflächenbild als eine einheitliche längliche Masse (Fig. 23, 24), deren Entstehung aus zwei getrennten Theilen nur eine schwache Einsenkung andeutet. Dann rückt die Masse mehr in die Tiefe und entzieht sich der Betrachtung. Wie die Figuren zeigen, ist die Entfernung zwischen beiden eine etwas verschieden grosse; dies hat indessen nur darin seinen Grund, dass die beiden Verdickungen nicht gleichmässig auf der Haut sich abdrücken.

Diese vordere Verdickung stellt die Anlage der vordern Portion des sogenannten Trigeminalganglions dar. Wenn man nur die Oberflächenbilder betrachtet, so könnte man zu dem Schluss kommen, dass auch die vordere Portion in gleicher Weise aus der Ganglienleiste entstehe wie die hintere. Indessen muss doch schon einiges Bedenken der Umstand hervorrufen, dass die vordere Portion sich bedeutend später anlegt als die hintere, und zwar nachdem diese bereits als allseitig scharf umschriebene Bildung entwickelt ist. Wie die Untersuchung der Schnittserien nun auf das klarste gezeigt hat, hat in der That die vordere Portion genetisch nichts mit der hintern zu thun, nur so viel, als beide ektodermaler Natur sind. Die Querschnitte, welche durch Embryonen gelegt sind, die dem Stadium der Fig. 12 entsprechen, lehren, dass, wenn man von vorn nach hinten vorschreitet, etwas später, nachdem die Augenblasen im Bilde verschwunden sind, und etwas früher, als die hintere Portion des Trigeminalganglions getroffen ist, nahe der dorsalen Kante jederseits das Ektoderm sich zu einer Grube einsenkt, deren Wand aus hohen Zellen zusammengesetzt ist, deren nach aussen führende Oeffnung eng, spaltförmig ist. Diese Grube ist nicht rechtwinklig zur Längsaxe des Embryos gestellt, sondern schräg nach hinten. Bei dem Embryo der Fig. 12a glaube ich bei seitlicher Beleuchtung auch diese Grube erkannt zu haben. Die Grube verliert bald die Verbindung mit der Oberfläche, schnürt sich vom Ektoderm völlig ab und liegt dann als ein im Querschnitt rundes, im Längsschnitt längliches, etwas von oben nach unten abwärts gerichtetes Bläschen dicht unter dem Ektoderm. In der Mitte

ist ein, wenn auch sehr enges Lumen erkennbar, um welches die Zellen in einer Schicht radiär gestellt sind. Das Bläschen bietet in seiner Entwicklung, Ausbildung und Lage ganz das Bild des Gehörgrübchens und Gehörbläschens, nur dass die Grösse geringer ist und das Lumen enger. Wegen dieser ausserordentlichen Aehnlichkeit trage ich kein Bedenken, den Schluss zu ziehen, dass wir es hier mit der Anlage eines Sinnesorgans zu thun haben.

Bisher zeigt dieses Organ noch keine Beziehungen zur hintern Portion des Trigeminalganglions, höchstens das Wachsthum in der Richtung auf diese wäre in diesem Sinne zu deuten. Bald machen sich Veränderungen geltend, welche über das künftige Schicksal Aufschluss geben. Das Lumen verschwindet, die Zellen vermehren sich, und das Bläschen gestaltet sich zu einem compacten Zellenhaufen, welcher von der Epidermis fortzurücken beginnt. Weiter fangen die Zellen an, gegen das Mittelhirn und zwar gegen dieselbe Stelle, an welcher sich inzwischen die hintere Wurzel gebildet hat, Fortsätze auszusenden, die sich mehr und mehr zur vordern Wurzel des Ganglion Gasseri entwickeln. Die vordere Portion lagert sich weiterhin immer enger der hintern an, bleibt aber, wie schon bekannt ist, dauernd von ihr gesondert. Würde man nur diese ältern Stadien kennen, so würde man wohl schwerlich auf die Vermuthung kommen, dass die Entstehung beider Portionen eine so verschiedene ist.

Auf die Bedeutung dieses Befundes nicht nur für die Auffassung des sogenannten Trigeminalganglions, sondern auch für diejenige des ganzen Kopfs möchte ich hier nicht näher eingehen, weil hierfür die Heranziehung anderer Organe, besonders des Gehirns und der Nerven, und weiter auch Abbildungen unbedingt erforderlich wären, und ich verschiebe deshalb auch die Besprechung von ähnlichen bei andern Thieren gemachten Beobachtungen auf später und beschränke mich hier auf die kurze Darlegung dieser Thatsache, dass bei *Hypogeophis* die vordere Portion des Trigeminalganglions von der Epidermis aus sich bildet, indem ich nochmals hervorhebe, dass die gemachten Angaben sich auf eine grössere Zahl von Schnittserien, welche ich durch die meisten hier geschilderten Stadien angefertigt habe, stützen. Sollte die Deutung, dass wir in dem Bläschen ein Sinnesorgan zu sehen hätten, richtig sein, so würde mithin jede primäre Hirnblase ihr Sinnesorgan haben, welche alle drei in ähnlicher Weise sich anlegen. — Wie die Lage des Mittelhirns durch die soeben besprochenen Bildungen äusserlich schärfer gekennzeichnet wird, so tritt ein Gleiches ein in Bezug auf das Hinterhirn durch die Anlage des Gehörorgans. Auf

dem Stadium der Fig. 11, auf welchem die Scheitel- und Nackenkrümmung sich ausprägen begonnen haben, erkennt man in der Seitenansicht eine Verdickung über dem Hyoidbogen, welche in der Mitte eine längliche, parallel der Längsaxe des Embryos gerichtete Abflachung zeigt. Von oben gesehen, tritt dieselbe wenig hervor, sie erscheint nur als eine wulstförmige Verbreiterung, welche durch eine schwache Furche vom Hirntheil abgesetzt ist, und von dem Grübchen ist nichts zu erkennen. In Folge einer geringen Lageverschiebung aus der senkrechten in eine schräge ändert sich aber das Bild ziemlich rasch. Während die Profilansicht (Fig. 12a) nur eine Vertiefung und Erweiterung des Grübchens gegen früher zeigt, tritt in der dorsalen Ansicht (Fig. 12) jetzt die ganze Anlage stark hervor und beeinflusst nicht unwesentlich das ganze Bild, welches der Kopf auf diesem Stadium bietet. Wie die Fig. 12 lehrt, ist die Längsaxe des Grübchens jetzt von hinten nach vorn unter einem spitzen Winkel zur Längsaxe des Embryos gestellt; die Lage zum Hyoidbogen ist noch fast dieselbe geblieben, es ist nur eine sehr geringe Verschiebung nach hinten eingetreten. Das Gehörgrübchen beginnt sich alsdann zu schliessen (Fig. 13—15), die zeitweise sehr weite Oeffnung verengt sich allmählich zu einem kleinen Loch, und auch dieses verschwindet ganz (Fig. 16). Das jetzt von der Epidermis abgeschnürte Bläschen bleibt dann noch längere Zeit hindurch (Fig. 18, 20, 22) als eine rundliche Auftreibung oben am Hinterrand des Hyoidbogens erkennbar, fängt aber mit dem Beginn der Bildung der mesodermalen Umhüllung und der Verlagerung in die Tiefe an aussen unsichtbar zu werden.

Da ich die Anlage und Ausbildung des Geruchsorgans im Zusammenhang mit derjenigen des Gesichts besprechen möchte, so ziehe ich es vor, zunächst die Anlage des Visceralapparats, soweit sie äusserlich verfolgbar ist, zu schildern.

Wie der innere kleinere Hof, welcher den Embryo umgiebt, es anzeigt, erstreckt sich das Mesoderm seitlich der Chorda Anfangs in Form zweier hinten breiter, nach vorn sich verschmälernder Platten bis in den vordern Abschnitt des Embryos. Während von der hintern Grenze des letztern an etwa caudalwärts das Mesoderm in die Ursegmente getheilt wird, bleibt es vorn unsegmentirt. Aber wenn die Sonderung der Hirnabschnitte begonnen hat und der Embryo sich vorn von dem Dotter abzuheben anfängt, tritt auch in diesem Mesoderm eine Anordnung in hinter einander liegenden Abschnitten auf. Der Theil des Urdarms, welcher in den vordern Abschnitt des Embryos als Divertikel eindringt, der spätere Vorderdarm, beginnt seitlich Aussackungen zu

treiben, Anfangs nur eine, die erste Schlundfalte. Indem diese sich in das Mesoderm einkeilt und bis zur Epidermis vordringt, wird die Continuität des erstern unterbrochen. Dieser Vorgang, mit dem zugleich eine Vermehrung des Mesoderms eintritt, tritt äusserlich in der Weise hervor (Fig. 4, 5), dass seitlich am Kopftheil die vorderste Partie des Mesoderms wulstartig erhoben wird und durch eine Einsenkung von der übrigen Mesodermmasse getrennt wird. Dieser Wulst bezeichnet die Anlage des Mandibularbogens, die Einsenkung entspricht der Stelle, wo die erste Aussackung des Vorderdarms die Epidermis berührt. Bald nachher (Fig. 6) wiederholt sich derselbe Vorgang, und es bildet sich eine zweite Einsenkung im Mesoderm, die von der ersten durch einen zweiten Wulst, die Anlage des Hyoidbogens, getrennt ist. Anfangs liegen diese Bogenanlagen ziemlich flach dem Dotter auf, dann aber erheben sie sich theils durch eigene Verdickung, theils durch die Erhebung des Embryos über den Dotter und kommen so allmählich mehr und mehr in eine schräge Lage zum Kopftheil (Fig. 8—10). Eine weitere Veränderung der Lage erfolgt dann noch durch die Anlage und Ausbildung des Pericardialraums und des Herzens. Die den Bogenanlagen seitlich anliegenden Theile des innern Hofes, welche zuerst wie jene flach auf dem Dotter ausgebreitet waren (Fig. 9, 10), beginnen sich ebenfalls vom Dotter abzulösen, aufzurichten, medianwärts einzukrümmen und zu einer Bildung sich zu vereinigen (Fig. 11—15). Sie erscheint dann als eine bruchsackartige ventrale Vortreibung des Embryos. Durch ihre Entwicklung sind auch die Visceralbogen vom Dotter getrennt und weiter aus der schrägen Lage in eine fast verticale zum Embryo übergeführt, so dass, von oben gesehen, sie nur als zwei seitliche Wülste (Fig. 15) noch erscheinen und ihre weitere Entwicklung nur in Profilansichten verfolgt werden kann. Was die Form der beiden Bogenanlagen betrifft, so macht auch sie manche Veränderung durch. Die Anlage des Mandibularbogens erscheint von Anfang an breiter als diejenige des Hyoidbogens. Beide sind medianwärts am stärksten verdickt und am schärfsten umschrieben, seitlich verstreichen sie Anfangs in das übrige Mesoderm; erst allmählich bildet sich für beide eine schärfere Form aus, besonders nachdem am Hinterrand des Mandibularbogens die Anlage der hintern Portion des Trigeminusganglions und am Hyoidbogen diejenige des Gehörorgans sich ausgebildet hat (Fig. 11—15), sie erscheinen dann als ziemlich plumpe, fast gleich breite Wülste. Auch ihre Stellung ändert sich im Laufe der Entwicklung. Auf den frühesten Stadien sind sie fast parallel schräg von hinten nach vorn

gestellt (Fig. 6—8), dann bemerkt man, dass allmählich die Anlage des Mandibularbogens in die entgegengesetzte, von vorn nach hinten zeigende Stellung übergeht (Fig. 9—15), so dass bald die beiden Bogen gegen einander mit ihren ventralen Enden convergiren. Später verlagert sich aber auch der Hyoidbogen etwas und zwar in ähnlicher Weise wie der erste, und dadurch kommen beide wieder einander fast parallel zu liegen (Fig. 16—30).

Erst nachdem die Gehörgruben sich fast geschlossen haben, beginnen neue Darmfalten sich zu bilden und damit neue Bogen, die eigentlichen Kiemenbogen, sich anzulegen. Während die Anlage der beiden ersten ziemlich langsam erfolgte, treten die Kiemenbogen rasch nach einander auf; der Embryo der Fig. 13a zeigt den 1., der in Fig. 14 dargestellte den 2., weiter nach einer kleinen Pause tritt der 3. und, allerdings im Oberflächenbild wenig scharf abgesetzt, auch der 4. hervor (Fig. 20—23). Die Gestalt der 4 Bogen ist die gleiche, schlank, cylindrisch, mit ihren ventralen Enden nähern sie sich einander, sie sind im Vergleich mit den ersten beiden Bogen etwas tiefer gelagert und hinten durch eine bogenförmig von der Gehörgegend zum Pericardialsack herabziehende Leiste begrenzt (Fig. 16—23), welche auf ältern Stadien wieder verschwindet. Die weitere Umbildung der Kiemenbogen ist äusserlich wenig zu verfolgen, man sieht nur, dass sie ventralwärts sich einkrümmen und einander entgegenwachsen, aber Sicheres ist nicht zu erkennen, sie werden dann mehr und mehr von der Oberfläche in die Tiefe gelagert, und die Haut zeigt dann von ihnen keine Eindrücke mehr.

Auch der Hyoidbogen lässt wenige Veränderungen, so lange er noch sichtbar ist, erkennen, auch er krümmt sich ventralwärts ein (Fig. 28, 32, 34a, 35a, 36a), andere Weiterbildungen bis zu seinem Verschwinden sind aus dem Oberflächenbild nicht zu entnehmen. Dagegen ist dies der Fall in Bezug auf den Mandibularbogen. Abgesehen von der grössern Breite und der verschiedenen Lage ist er Anfangs dem Hyoidbogen ziemlich ähnlich, später aber (Fig. 18, 20, 22—25) bemerkt man eine Verdickung, welche von seiner vordern Fläche ausgeht und in die Lücke zwischen dem Bogen und dem Auge und der Nase einzuwachsen beginnt. Allmählich tritt dieselbe, die Anlage des Oberkieferfortsatzes, in Folge stärkern Wachstums schärfer hervor und gestaltet sich selbständiger; als halbkugliger Wulst liegt derselbe dann in der bezeichneten Lücke.

Da die weitem Veränderungen dieser Theile in engstem Zusammenhang mit der Ausbildung des Gesichts stehen, so kann diese

zugleich mit besprochen werden. Für die Verfolgung dieser Vorgänge sind Ansichten am geeignetsten, welche die Stirnfläche des Embryos zeigen, d. h. man muss, da diese in Folge der starken Scheitelbeuge nicht frontal, sondern ventral, direct über dem Dotter gelegen ist, den Kopf des Embryos abschneiden und den unterliegenden Dotter entfernen.

Ich kehre zu demjenigen Stadium zurück, auf welchem eine Stirnfläche sich auszubilden beginnt (Fig. 10a). Die Form ist die eines Dreiecks, der Haupttheil der Fläche wird vom Vorderhirn eingenommen, an der Basis desselben buchten sich die Augenblasen vor und bewirken eine leichte Einfaltung der beiden Seiten. Diese einfache Form wird bald durch Weiterbildung der vorhandenen Anlagen und durch das Auftreten neuer modificirt (Fig. 12b). An dem Vorderhirn treten die Hemisphären auf, die Kopfbeuge wird stärker, die Augenblasen setzen sich bestimmter ab und werden etwas nach hinten verlagert, am meisten aber ändert sich das Bild durch die Anlage der Riechgruben. Als sehr schwache Abflachungen von etwa dreieckiger Form werden diese zunächst erkennbar, sie sind selbst in den Profilsansichten (Fig. 14) wenig auffallend, von unten gesehen (Fig. 12b), deutet nur die schärfere Trennung der Hemisphären von den Augenblasen ihre Anlage an. Erst wenn die Vertiefung grösser wird und die Gruben eine deutliche Umrandung erhalten, fallen sie dem Beobachter sofort als selbständige Bildungen auf. Wie der Vergleich der verschiedenen Ansichten (Fig. 18, 18b) lehrt, sind sie nicht genau parallel der Längsaxe des Kopfes gestellt, sondern etwas schief gerichtet, derart, dass der Abstand zwischen den ventralen Rändern der beiden Gruben geringer ist als zwischen den dorsalen. Im Laufe der weitem Entwicklung (Fig. 20—25) nehmen sie zunächst nur an Grösse und an Tiefe zu. Die Form bleibt dieselbe, nur dass die dorsalen Kanten mehr abgerundet werden; die tiefste Stelle der Grube liegt der dorsalen Seite näher als der ventralen, ventralwärts flacht sie sich zwar allmählich ab, aber wie die Figg. 18—25 deutlich erkennen lassen, sind die Riechgruben auch hier scharf umrandet, besonders von der Mundbucht völlig abgeschlossen. Der laterale und der mediane Stirnfortsatz, wie man die die Nasenanlagen begrenzenden Theile der Stirnfläche bezeichnet, sind mithin ventral vereinigt. Durch die stärkere Entwicklung des zwischen den Gruben liegenden Stirnwulstes werden diese etwas mehr aus einander gedrängt, andererseits verschieben sie im Verein mit der grössern Ausbildung der Scheitelbeuge die Augen weiter nach hinten, so dass man bei der Betrachtung der Stirnfläche

von unten dieselben nur als schwache Vorwölbungen hinter den Riechgruben erblickt (Fig. 20 a, 21, 22 a). Wie eine Kappe der Stirnfläche aufsitzend, tritt bei gleicher Lage des Kopfes noch das Mittelhirn hervor. Ich habe zwar versucht, dem Kopf bei der Zeichnung stets möglichst dieselbe Lage zu geben, aber die verschiedene Grösse dieser Kappe lässt vermuthen, dass es doch nicht immer geglückt ist; zum Theil hat sie aber in der wirklich vorhandenen Verschiedenheit der Vorwölbung des Mittelhirns über das Vorderhirn ihren Grund.

Die weitem Veränderungen, welche die Riechgruben erleiden, sind bedingt durch die Beziehungen, welche sie zu der Mundbucht und zum Oberkiefer und zur Gaumenbildung eingehen, und deshalb müssen diese Theile jetzt mit berücksichtigt werden.

Erst nach der Anlage der Riechgruben und nachdem die Mandibularbogen ventralwärts sich einzukrümmen begonnen haben (Fig. 18 b), kann man eine Mundbucht umgrenzen. Nach vorn bilden die Wandung der Stirnwulst und seitlich die unter den Riechgruben vereinigten Stirnfortsätze, hinten wird sie abgeschlossen in den seitlichen Partien von den Kiemenbogen; da diese noch weit aus einander liegen, so ist in der Mitte eine Lücke vorhanden, welche weiter hinten von der durch die Herzanlage bedingten Auftreibung abgeschlossen wird. Seitlich zwischen Stirnfortsätzen und Kieferbogen hat die Mundbucht noch keine Wand. So sehen wir die Verhältnisse in den Figg. 18 b, 20 a und 21. Die drei Figuren zeigen aber bereits den Beginn einer Veränderung an, die hinten einen schärfern Abschluss der Mundbucht herbeiführt, nämlich die Kieferbogen nähern sich medianwärts mehr und mehr, und die Fig. 22 a zeigt bereits ihre Berührung und Fig. 23 a ihre Vereinigung an. Dadurch wird die Lücke, die in der hintern Wand bestand, ausgefüllt und der Pericardialsack von der Begrenzung der Mundbucht ausgeschlossen. Auch die andere, seitlich liegende Lücke beginnt zu verschwinden, indem, wie schon oben berichtet wurde, zwischen Stirnfortsätzen und Kieferbogen der Oberkieferfortsatz einzurücken beginnt (Fig. 22 a, 23 a, 28 c, 32) und bald auf gleiche Höhe mit den benachbarten Bildungen zu liegen kommt. Eine enge Rinne nur bleibt jederseits des Fortsatzes noch bestehen. Von diesem Moment ab, wo die Oberkieferfortsätze sich so weit entwickelt haben, treten andere wichtige Vorgänge ein, welche die Bildung des Gaumens und die Beziehungen der Nase zur Mundbucht betreffen. Bisher waren die Riechgruben durch einen Wall, welcher von den vereinigten Stirnfortsätzen gebildet war, völlig gegen die Mundbucht abgeschlossen. Nun aber beginnt dieser Wall flacher zu

werden (Fig. 26, 28 c, 32), und es entsteht eine immer tiefer werdende Rinne, welche die Riechgruben in directe Communication mit der Mundbucht bringt, die Nasenrachenrinne. Der Vorgang lässt sich auch in der Weise beschreiben, dass die früher zu einem Ring vereinigten Stirnfortsätze ventral sich von einander trennen, so dass sie jetzt wie ein Hufeisen die Gruben umfassen. Von den beiden Schenkeln des Hufeisens beginnt der laterale alsbald (Fig. 27, 34 a, 35, 35 a, 36) mit dem Oberkieferfortsatz zu verschmelzen, wodurch die Seitenwand der Mundbucht jetzt auch geschlossen wird, dagegen wuchert der mediale Schenkel oder Stirnfortsatz in die Tiefe mit den zwischen beiden liegenden Theilen des Stirnwulstes und bildet sich zur Anlage des Gaumens um (Fig. 32), an dessen Bildung die Oberkieferfortsätze mithin nicht betheiligt sind. Die Gaumenanlage senkt sich tiefer in die Mundbucht, und indem die dorsalwärts anstossende Partie sich über dieselbe wölbt, entzieht sie sich bis auf die verdickten Seitenpartien dem Blick (Fig. 34 a, 36 a), später verschwinden auch diese (Fig. 41 a). Nach der Ablösung der Gaumenanlage wächst der mediale Stirnfortsatz wieder dem mit dem Oberkieferfortsatz vereinigten lateralen entgegen (Fig. 36 a) und legt sich ihm eng an. Dadurch wird natürlich die Nasenrachenrinne verengt bis zu einem allerdings tiefen Spalt. Indem dann die genannten Fortsätze mit einander verschmelzen, verschwindet die äussere Rinne vollständig, die Oeffnungen der Riechgruben communiciren allein durch einen engen Canal mit der Mundbucht (Fig. 37 a). Diese äussere Trennung von Mundbucht und Riechorgan ist noch schärfer ausgeprägt in den Figg. 38 a und 39 a, wo die Nasenöffnungen bereits völlig selbständig ausgebildet sind, und in Fig. 41 a erreichen sie schliesslich ihr definitives Aussehen in Gestalt zweier feinen Oeffnungen zu beiden Seiten der vordern Kopfregion. Des weitem werde ich auf diese Verhältnisse erst in den spätern Theilen dieser Untersuchung eingehen, in welchen ausführlich ihre Entwicklung und zum Theil auch ihre Anatomie beschrieben werden soll.

Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass die Einsenkungen, welche zwischen den Anlagen der Visceralbogen liegen (Fig. 6—18), den Stellen entsprechen, an welchen die Schlundfalten gegen das Ektoderm sich entwickelt haben. Die erste, welche den Kieferbogen vom Hyoidbogen trennt, ist am breitesten, die übrigen dagegen sind nur schmal. An diesen Stellen beginnt sich nach der Anlage aller Kiemenbogen auch das Ektoderm einzusenken, und kurz nachher reisst die schmale Brücke zwischen der ektodermalen Vertiefung und der

entodermalen Falte ein, und es entstehen die Kiemenspalten. Als erste Spalte tritt die zwischen dem Hyoidbogen und dem 1. Kiemenbogen gelegene auf (Fig. 20), die übrigen zwischen dem 1. und 2., 2. und 3. und zwischen dem 3. und 4. Kiemenbogen gelegenen folgen rasch nach. Aber ausser diesen bei allen bisher bekannten Amphibien vorhandenen Spalten kommt bei *Hypogeophis* noch eine Schlundfalte zum Durchbruch, nämlich die zwischen den ersten beiden Bogen gelegenen, oder, mit andern Worten, es bildet sich noch das Spritzloch aus. Schon der scharfe Spalt, welchen die Oberflächenbilder zeigen, (Fig. 22—27), lässt dies erschliessen, und die Schnitte bestätigen es. Die Spalte ist nicht so lang wie die übrigen und nur dorsalwärts entwickelt. Sie erhält sich, wie die Figuren zeigen, eine ziemliche Zeit. Es ist dies eine weitere Thatsache, welche für die Beurtheilung der Stellung der Gymnophionen unter den Amphibien von Wichtigkeit ist.

Gleichzeitig mit den Kiemenspalten legen sich auch die äussern Kiemen an. Es ist das Verdienst der beiden SARASIN, zum ersten Mal solche bei Gymnophionen nachgewiesen zu haben. Sie beobachteten 3 Paare, welche dem 1., 2. und 3. Kiemenbogen ansitzen. Sie sind ungleich lang, die 2. ist am längsten, die 1. etwas kürzer und die 3. wieder kürzer als diese. Diese 3 Paare sind auch bei *Hypogeophis* vorhanden, doch sind die bei *Ichthyophis* vorhandenen Unterschiede in der Grösse hier weit bedeutender. Die ersten 2 Kiemen erscheinen kurz nach einander (Fig. 20), die 3. dagegen viel später (Fig. 34). Der Angabe der beiden Forscher, dass die Kiemen als directe Verlängerungen der Bogen anzusehen sind, kann ich nicht beistimmen. Wie die Figg. 20, 22 zeigen, entstehen sie als knopfförmige Wucherungen seitlich auf den Bogen. Die 1. Kieme ist entsprechend der frühern Anlage etwas stärker als die 2. (Fig. 22—26), indessen nur auf den ersten Stadien, später holt in Folge raschern Wachsthum die 2. die 1. nicht nur ein (Fig. 27, 30), sondern es tritt sogar das umgekehrte Verhältniss in Bezug auf die Länge ein: die 2. wird die längste (Fig. 34—41, 45—48), die 1. ist etwas kürzer. Als die grösste Länge habe ich gefunden bei einem 4 cm langen Embryo für die zweite 7 mm und für die erste 5 mm. Die 3. Kieme entsteht, wie schon erwähnt wurde, sehr viel später. Meist ist sie von den beiden ersten bedeckt, so dass man diese erst entfernen muss, um sie zu erkennen. Sie entsteht auch als ein kleiner Auswuchs am 3. Kiemenbogen. Sie macht von Anfang an einen rudimentären Eindruck, sie

erfährt nur eine sehr geringe Weiterentwicklung, und selbst im Stadium der grössten Entwicklung fällt sie im Gesamtbild wenig auf (Fig. 34—42).

In Bezug auf die Ausbildung der Form ist Folgendes zu bemerken. Bei ihrer Anlage sind es kleine, knopfförmige Anschwellungen; die 2. Kieme (Fig. 20—25, 23a) scheint durch eine Furche in zwei getheilt, so dass man bei flüchtiger Betrachtung zu der Ansicht kommen kann, dass auch die 3. Kieme schon angelegt sei; die Furche schneidet indessen nur wenig tief ein und verstreicht früh wieder, und die Oberfläche erscheint dann glatt wie die erstere. Die Anlagen wachsen darauf in die Länge, zuerst etwas ventralwärts, dann aber krümmen sich ihre Enden nach oben (Fig. 24—30), späterhin werden die Kiemen seitwärts gehalten, und nachdem in Folge der Grösse des Embryos kein Platz in den Eihüllen für völlige Ausbreitung der Kiemen mehr vorhanden ist, liegen sie dem Körper mehr oder weniger eng an, die 1. meist nach vorn und dorsalwärts, die 2. nach hinten gerichtet. Meine Figuren, welche nach conservirten Embryonen gezeichnet sind, zeigen mithin zum Theil die Kiemen nicht in der Lage, wie sie von den Embryonen im Leben gehalten werden. Diese geben die Figuren von P. u. F. SARASIN besser wieder.

Nachdem die Kiemenanlagen auszuwachsen begonnen haben, treten in zwei parallelen Längsreihen neue Knötchen auf, welche die Anlagen der Fiedern der Kiemen bezeichnen (Fig. 26—28, 30). Sie bilden sich durch allmähliches Auswachsen in schlanke Aeste um, deren Enden abgerundet sind (Fig. 34—45). Am auswachsenden Ende der Kiemen bilden sich successive neue, so dass die distalen die jüngsten, die proximalen die ältesten sind. Ihre Zahl variirt nicht nur bei verschiedenen Embryonen desselben Alters, sondern auch bei den Kiemen desselben Embryos und sogar in den zwei Längsreihen derselben Kieme. Auch an der 3. Kieme treten Fiedern in derselben Weise als kleine Knötchen auf (Fig. 36, 40—42), doch bleiben sie wie der Schaft nur klein, und ihre Zahl bleibt nur gering; über 4 habe ich nicht gefunden. Anfangs sind alle 3 Kiemen scharf bis zur Basis getrennt, später aber rücken sie mit den Bogen etwas in die Tiefe und näher zusammen und bieten dann das Bild, als ob sie von einem gemeinsamen Stamm entspringen.

Gegen Ende der Entwicklung, wenn die Kopfform sich auszubilden begonnen hat, der Dotter im Schwinden begriffen ist, kurz, der Embryo dem erwachsenen Thier schon sehr ähnlich ist, beginnen die

Kiemen zu schwinden. Die Figg. 47—49, welche bei gleicher Vergrösserung gezeichnet sind, lassen erkennen, wie die Kiemen kürzer werden. Die Länge der 2. Kieme beträgt beim Embryo der Fig. 48, welcher eine Länge von 6 cm hat, 6 mm, bei dem 6,5 cm langen Embryo der Fig. 49 4,5 mm. Die 3. Kieme (Fig. 43 u. 44) wird zuerst rückgebildet, bei dem Embryo der Fig. 49, welcher die 2 ersten Kiemen noch stark entwickelt zeigt, war von der 3. Kieme keine Spur mehr zu finden. Wenn ich auch nicht die allerletzten Stadien der Rückbildung der Kiemen erhalten habe, so glaube ich doch, dass kein Zweifel aufkommen kann, dass die Reste nicht abgeworfen, sondern successive resorbirt werden. Weiter glaube ich sicher die Angabe machen zu können, dass dies noch vor dem Freiwerden des Embryos erfolgt. Denn ich habe in meinem sehr reichen Material von jungen, bereits in der Erde lebenden Thieren nicht ein einziges Exemplar, welches Rudimente von Kiemen oder auch nur ein Kiemenloch zeigt. Die kleinsten, welche dieselbe Grösse wie die ältesten, noch in den Eihüllen liegenden haben, nämlich 6,5 cm, besaßen nur einen, in Folge der geringen Pigmentirung auffallenden kleinen Fleck in der Kiemengegend, welcher die Stelle anzeigte, wo die Kiemen gesessen hatten und das Loch sich geschlossen hatte.

Ausser den 3 besprochenen Kiemen findet man nun noch kleine Bildungen an den beiden ersten Visceralbogen, welche meiner Ansicht nach nur als Kiemenanlagen aufzufassen sind. Zu derselben Zeit, in welcher die Anhänge der definitiven Kiemen sichtbar werden (Fig. 20—28, 30) bemerkt man am hintern Rande des Hyoidbogens und etwas später, nachdem das Spritzloch sich gebildet hat, auch an gleicher Stelle am Mandibularbogen einen kleinen Auswuchs. Derjenige des Kieferbogens bleibt nur unbedeutend und verschwindet früh wieder, der andere dagegen wird so gross, dass er schon bei schwacher Vergrösserung (Fig. 28) in die Augen fällt. Er wächst nach hinten etwas aus, lagert sich der Anlage der definitiven Kieme eng an, und wahrscheinlich in Folge dessen bildet sich zuweilen zwischen beiden eine schmale Brücke aus. Er erhält sich länger als der andere, schwindet dann aber ebenfalls. Vorläufig scheint mir, wie erwähnt, die Ansicht, dass diese Bildungen als Anlagen von Kiemen zu deuten sind, die am meisten begründete zu sein; hierfür sprechen die Zeit und der Ort ihrer Anlage. Sie weichen darin von den Anlagen der definitiven äussern Kieme ab, dass diese auf der Seite, jene dagegen am Hinterrande der Bogen entstehen; sie gleichen im Oberflächenbild ganz

auffallend den Anlagen der innern Kiemen der Selachier, wie sie z. B. die Fig. 9 zeigt, welche H. E. u. F. ZIEGLER¹⁾ von einem *Torpedo*-Embryo geben. Aus diesem Grunde muss man zu der Frage geführt werden, ob jene Bildungen, wenn es Kiemenanlagen sind, solche von äussern oder innern Kiemen sind. Ich hoffe, dass die nähere Untersuchung die Frage wird entscheiden lassen.

III. Die Entwicklung des Schwanzes.

Im ersten Beitrag wurde bereits ausführlich geschildert, wie der Blastoporus durch das Entgegenwachsen der beiden Seitenlippen oder Schwanzlappen allmählich verengt, zuerst in der Mitte, dann auch vorn geschlossen wurde und wie der hinterste Abschnitt in den After direct übergeht. Die Figg. 1—6 lassen diese Verhältnisse ebenfalls erkennen. Der After ist ein fast rundes Loch, die hintere und die Seitenwände gehen allmählich in den Darm über, die vordere Wand fällt dagegen steiler ab, da ihr der durch Vereinigung der beiden Schwanzlappen entstandene Schwanzwulst vorgelagert ist. Dieser beginnt vom Stadium der Fig. 10 an sich zu verdicken und schärfer aus der Umgebung hervorzutreten, als eine mehr selbständige Bildung. In den Schwanzwulst hinein wächst auch das Medullarrohr, doch verstreicht sein Ende allmählich, was mit der Umbiegung in den Darm zusammenhängt. Der Wulst schwillt bald (Fig. 18 c, 19, 21 a) knopfförmig an und wächst nach hinten über den After. Dieser wird mehr und mehr von jenem bedeckt und dann ganz der Betrachtung entzogen. Er behält aber seine ursprüngliche Lage nicht bei, sondern rückt an die ventrale Seite des auswachsenden Schwanzes und wird durch diesen mehr und mehr von der Stelle, wo der Embryo mit dem Dotter zusammenhängt, entfernt. Seitlich vom After bilden sich zwei längliche, hinten breitere, vorn sich verschmälernde Vorbuchtungen, welche die Anlage der Kloake einleiten und deshalb Kloakenwülste genannt werden mögen. Der nach hinten auswachsende Schwanz ist zuerst rundlich gestaltet (Fig. 28 a, 28 b, 29, 29 a, 31), plattet sich dann aber etwas ab (Fig. 36 b, 36 c), doch tritt auf keinem Stadium ein deutlicher Hautsaum auf, wie er bei *Ichthyophis* so schön entwickelt ist und sich so lange erhält. Eine ganz schwache Leiste, wie sie Fig. 38 c und 39 c zeigen, könnte vielleicht als Rudiment eines

1) in: Arch. mikr. Anat., V. 39, 1892.

Schwanzsaumes gedeutet werden, doch ist mir die Richtigkeit dieser Deutung nicht wahrscheinlich. Der Schwanz rundet sich bald völlig wieder ab (Fig. 41 b, 41 c, 45—48), und auch die Kloakenwülste treten im Bilde gegen früher mehr zurück.

Noch einer Bildung, welche am Schwanz für kurze Zeit erkennbar ist, habe ich zu gedenken. Vor dem After und unter den Urwirbeln bemerkt man auf ziemlich späten Stadien (Fig. 38, 38 c, 39 c) eine rundliche Verdickung. Sie ist nur schwach entwickelt, so dass sie, von oben gesehen, seitlich nicht vorspringt, und besteht nur sehr kurze Zeit. Diejenige Deutung, welche man meiner Ansicht nach diesen Bildungen geben muss, ist diejenige, dass sie die Anlagen hinterer Extremitäten sind. Wenn auch eine Mesodermverdickung ihnen zu Grunde liegt, so würde ich darauf hin nicht wagen, diese Deutung zu geben. Mich bestimmen vielmehr zwei andere Gründe. Der eine ist, dass die beiden SARASIN bei *Ichthyophis* an derselben Stelle ebenfalls zwei Verdickungen gefunden haben. Sie treten zwar bedeutend später als bei *Hypogeophis* auf, doch lässt sich diese Verschiedenheit leicht dadurch erklären, dass die Entwicklung der letztern Form überhaupt viel abgekürzter verläuft als diejenige von *Ichthyophis*. Bei dieser Art sind nun die Verdickungen viel stärker ausgebildet, und hier kann man meiner Ansicht nach wohl kaum an der Richtigkeit der von den beiden Forschern gegebenen Deutung, dass sie die Anlagen von Hinterextremitäten sind, zweifeln, wenn auch eine genauere Untersuchung noch sehr erwünscht wäre. Einen andern Grund, welcher mich in der gleichen Auffassung der Bildungen bei *Hypogeophis* bestärkt, bietet mir eine andere Beobachtung. Etwas früher nämlich, als jene Anlagen auftreten (Fig. 34—38), findet man hinter den Kiemen jederseits eine ähnliche Verdickung, sie sind nur grösser und fallen daher auch auf, wenn man den Embryo von unten (Fig. 34 a, 36 a, 37 a, 38 a) oder von oben (Fig. 35 b, 38 b) betrachtet, und sie erhalten sich auch längere Zeit als die hintern Verdickungen. In manchen Fällen (Fig. 36) sind sie durch die Kiemen verdeckt. Wenn man diese Figuren mit solchen vergleicht, die Embryonen von andern Amphibien auf dem Stadium der Anlage der Vorderextremitäten darstellen, z. B. fig. 84 in BALFOUR's Handbuch der vergl. Embryologie, V. 2, so wird man die Auffassung, dass diese vordern Verdickungen die Anlagen von Vorderextremitäten sind, wohl nicht als unbegründet abweisen können. Bei *Ichthyophis* sind diese nicht gefunden worden, wahrscheinlich aber nur, weil die beiden SARASIN nicht die richtigen Stadien erhalten haben; ich möchte glauben,

dass bei dieser Art die Anlagen sogar noch stärker entwickelt sein werden, weil die Entwicklung langsamer verläuft und weil die Anlagen der Hinterextremitäten so viel bedeutender sind als bei *Hypogeophis*.

IV. Ausbildung des übrigen Körpers.

Ein Vergleich der Abbildungen mit denjenigen, welche die beiden SARASIN von *Ichthyophis* gegeben haben, zeigt, dass in Bezug auf die Lage und die Ausbildung des ganzen Embryos in den Eihüllen die gleichen Verhältnisse vorhanden sind. Hier wie dort liegt die Anlage dem Dotter auf den ersten Stadien platt auf und nimmt nur einen kleinen Theil der Oberfläche ein. Dann beginnt der Embryo, dem Dotter aufliegend, in die Länge zu wachsen (vergl. die Angaben unter Erklärung der Tafeln). Zugleich erhebt sich der vordere Theil zuerst vom Dotter, indem die Anlage sich ventralwärts zusammenkrümmt. Ein Theil nach dem andern, die Anlage des Visceralapparats, der Pericardialsack, wird seitlich bezw. ventral dem Embryo angefügt, und dessen Wandungen kommen zuerst im vordersten Abschnitt an der ventralen Seite zum Verschluss. Hinten hat sich, nachdem der Embryo etwa drei Viertel des Dotters umwachsen hat, der Schwanzwulst stärker entwickelt und ist nach hinten über den Dotter ausgewachsen, und dadurch wird in Profilsansichten jetzt auch das hintere Ende des Embryos sichtbar, was auf den frühern Stadien wegen der flachen Ausbreitung nicht oder nur wenig der Fall war (vergl. Fig. 17 und Fig. 28). Während das hintere, über den Dotter frei vorwachsende Ende aber nur kurz bleibt, entfernt sich das vordere mehr und mehr vom Dotter (Fig. 38, 41 c und 45). Die Körperwände schliessen von vorn nach hinten fortschreitend ventral zusammen, die durch das Herz bedingte Auftreibung wird in den Körper aufgenommen. Am langsamsten vollzieht sich der Vorgang in der Gegend, in welcher der Körper dem Dotter aufliegt. Wie die Figg. 17, 28, 38, 41 c zeigen, nimmt die Masse des Dotters bis zu späten Stadien der Entwicklung nur wenig ab, wenigstens so weit man bei der blossen Betrachtung der Oberflächenbilder beurtheilen kann. Erst wenn auch in diesem Abschnitt die Körperwände seitlich sich auszubreiten und den Dotter gleichsam zu umklammern beginnen (Fig. 45—47), geht die Aufnahme des Dotters rascher vor sich. Dabei ändert sich die Form; er plattet sich ab, wird spindelförmig; äusserlich erscheint er glatt,

aber in Wirklichkeit erfolgen ausserordentlich complicirte Windungen, welche auch bei *Ichthyophis* eintreten und hier von den beiden SARASIN zuerst beobachtet und eingehender beschrieben worden sind. Noch bevor der ganze Dotter resorbirt ist, kommen die Körperwände ventral zum Verschluss, und nur eine schwache Auftreibung zeigt äusserlich noch das Vorhandensein von Dotter an (Fig. 48).

Da die Eihüllen ein Auswachsen des Körpers in gerader Richtung nicht gestatten, so muss sich der Embryo, der am Ende die Länge von $6\frac{1}{2}$ cm besitzt, in Windungen legen; man findet meist zwei bis drei.

Während in Bezug auf diese Verhältnisse ein wesentlicher Unterschied in meinen Resultaten von denjenigen, welche P. und F. SARASIN bei *Ichthyophis* erhalten haben, nicht vorhanden ist, ist dies der Fall in Bezug auf einen andern Punkt, nämlich die äussere Ringelung des Körpers. GREEFF¹⁾ hatte zuerst bei *Siphonops thomensis* entdeckt, dass die äussern Hautringel oder Segmente nach Zahl und Lage genau mit den innern Segmenten des Axenskelets resp. den Wirbeln übereinstimmen“. „Auf die ersten 4 Segmentfurchen“, schreibt er weiter, „folgen nach hinten noch 92 regelrechte und vollständige Ringfurchen oder, wie ich sie zum Unterschied von den gleich noch zu erwähnenden hintern, secundären Furchen nennen will, primäre oder Hauptringfurchen, so dass im Ganzen 96 äussere Segmente vorhanden sind, denen aufs genaueste, der Lage nach, 96 innere Segmente resp. Wirbel entsprechen. Ungefähr bei Beginn des hintern Fünftheils des Körpers treten allmählich secundäre Ringfurchen zwischen den Hauptringfurchen auf, Anfangs undeutlich und unvollständig, bis sie schliesslich vollständig werden und so am hintern Körperende zu einer Verdopplung der Ringel führen.“ WIEDERSHEIM²⁾ bestätigte diese Beobachtung für *Cocilia* und *Ichthyophis*. Dagegen weisen die beiden SARASIN für letztere Form dieselbe als nicht richtig zurück. Sie schreiben (l. c. V. 2, Heft 2, p. 79): „Die Zahl der Hautringel stimmt mit der Zahl der Wirbel, also mit den Körpersegmenten, nicht überein. Bei *Ichthyophis* ergibt sich leicht, dass auf jedes Segment meist 3, etwa auch 4 Hautringel fallen. Jeder Schnitt durch die Haut von *Ichthyophis*, ja die enorme Zahl der Hautringel allein schon hätte WIEDERSHEIM sagen sollen, dass eine Uebereinstimmung mit der Wirbelzahl ausgeschlossen sein müsse.“

1) in: SB. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg, 1884.

2) Lehrb. der vergl. Anatomie, 2. Aufl. 1886.

Wie die nachfolgende Darstellung zeigen wird, kann ich den Angaben GREEFF's in allen Punkten beistimmen. Doch muss ich hierfür auf jüngere Stadien zurückgehen und werde hierbei noch einige andere äusserlich sichtbare Bildungen besprechen.

Die erste Segmentirung des Embryos ist oben bereits ausführlich besprochen. Es wurde auch schon erwähnt, dass, nachdem die 4 ersten Segmente angelegt sind, die Segmentirung von vorn nach hinten gleichmässig fortschreitet; im Ganzen werden bei beiden Arten annähernd 100 Ursegmente gebildet. Sind etwa 10 äusserlich erkennbar, so beginnt sich die Vorniere und der Vornierengang anzulegen (Fig. 8). Im Anfang heben sich die Canälchen auch äusserlich durch leichte Erhebungen des Ektoderms und ebenso der Gang so klar ab, dass man die Verhältnisse, auch ohne Schnittserien zu machen, erkennen kann. Zuerst bilden sich 4 Vornierencanälchen an als kurze Aussackungen des 4. bis 7. Segments. Sie sind etwas caudalwärts gerichtet. Durch die Vereinigung ihrer distalen Enden entsteht der Vornierengang, welcher dann, ohne, wie hier schon bemerkt sein möge, mit dem Ektoderm irgend welche Verbindung einzugehen, frei nach hinten auswächst (Fig. 9, 10, 11, 15). Dieses Stadium der Vorniere dauert ziemlich lange, dann legen sich die andern Canälchen an. Doch ist die weitere Entwicklung äusserlich wenig verfolgbar, weil mit der Erhebung des Embryos die Urwirbel und auch die Canälchen dem Körper seitlich angelagert werden, nur der Vornierengang bleibt noch einige Zeit lang sichtbar (Fig. 10—15), entzieht sich dann aber in Folge der Verlagerung in die Tiefe der Beobachtung.

Bei dieser Erhebung des Embryos werden die Ursegmente geknickt, später treten in Folge der Entwicklung der Muskulatur noch andere Längsfurchen, welche schmale, erhabene Felder zwischen sich fassen, auf (vergl. die Figg. der Taf. 23, 24 und 25). Zum Theil bilden sie sich später wieder zurück, ein Längsband ist aber auch noch bei erwachsenen Thieren zu erkennen.

Interessanter als diese Verhältnisse ist der Umstand, dass die Furchen, durch welche die Ursegmente von einander abgegrenzt sind, übergehen in die Ringel der äussern Haut. Es lässt sich schon bei der Betrachtung der Oberflächenbilder leicht verfolgen, wie die Quersfurchen dorsal- und ventralwärts über den Körper sich ausdehnen und zu ganzen Ringeln werden, und Schnitte durch die verschiedenen Stadien bestätigen es. Es zeigt mithin je ein Ringel ein Körpersegment an, die Gymnophionen sind auch äusserlich segmentirte Wirbel-

thiere, wie es GREEFF zuerst behauptet hat; seine Angaben für *Siphonops* kann ich auf Grund der Untersuchung der von ihm gesammelten, im hiesigen Institut befindlichen Exemplare dieser Gattung völlig bestätigen. Es wäre nun sehr auffallend, wenn *Ichthyophis* in Bezug auf diesen Punkt so verschieden sich verhalten sollte, da doch die Entwicklung ausserordentlich mit derjenigen von *Hypogeophis* übereinstimmt. Eine erneute Untersuchung besonders älterer Embryonen, möchte ich annehmen, dürfte auch hier das Resultat ergeben, dass die ersten auftretenden Ringel segmental angeordnet sind. Zu dieser Vermutung werde ich veranlasst durch die Verhältnisse, welche bei *Siphonops* nur im hintern Theile, bei *Hypogeophis* aber fast am ganzen Körper nachträglich eintreten. Die ersten Ringel sind, wie gesagt, segmental gelagert, dann aber gegen Ende der Entwicklung (Fig. 47, 48 und 55) bemerkt man, dass zwischen diesen primären Ringeln, wie ich sie mit GREEFF bezeichnen will, schwächere secundäre auftreten; bei *H. rostratus* sind sie deutlicher im hintern Theile, weiter vorn sind sie nur schwach entwickelt, so dass man sie leicht übersieht und nicht mitzählt. Bei *H. alternans* treten sie dagegen so deutlich bei erwachsenen Thieren hervor, dass man hinten primäre und secundäre nicht aus einander halten kann. Nach vorn zu sind die secundären Ringel gewöhnlich ventral nicht geschlossen, und je mehr nach vorn, um so schwächer sind sie ausgebildet. Beim erwachsenen Thier kommen mithin am grössten Theile des Körpers je 2 Ringel auf ein Segment. Da man bei *H. alternans* die secundären Ringel mitzählt, bei *H. rostratus* aber meist nur die im letzten Körperabschnitt liegenden, weil die vordern nicht auffallen, so muss sich für die erstere Form bei der Zählung eine grössere Zahl Ringel ergeben als bei *H. rostratus*, obwohl die Zahl der Segmente wenig bei beiden Formen verschieden ist. Bei *H. rostratus* zählt man im Durchschnitt 110, bei *H. alternans* 150. Das Auftreten der secundären Ringel ändert aber nichts an der That-
sache, dass eine äussere Segmentirung vorhanden ist; man denke nur an die Verhältnisse bei den Hirudineen. Da somit bei erwachsenen Thieren die Segmentirung durch die secundären Ringel verwischt erscheint, so wäre es möglich, dass die Angabe der beiden SARASIN, dass mehrere Ringel auf je ein Körpersegment fallen, sich dadurch erklärt, dass sie zwischen primären und secundären Ringeln nicht unterschieden haben und die Zahl der secundären hier grösser ist als bei *Hypogeophis*.

Auf der letzten Tafel habe ich noch einige Figuren von Embryonen von *H. alternans* gegeben (Fig. 51—55). Es sind nur wenige, weil die Zahl der Figuren schon ohne dies eine überaus grosse geworden ist; sie werden aber genügen, um zu zeigen, dass die äussere Entwicklung im Wesentlichen gleich verläuft wie bei *H. rostratus*. Ein Vergleich der Figuren mit denen, welche die andere Form darstellen, zeigt es ohne weiteres; es möge nur hervorgehoben zu werden, dass auch hier ein Spritzloch vorhanden ist. Die Stadien, auf welchen die Anlagen der Extremitäten auftreten, habe ich nicht erhalten. Die Unterschiede sind hauptsächlich folgende: 1) die geringere Grösse der Embryonen, wie ein Vergleich der bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Figg. 51—53 mit Fig. 28 und 45 und der Figg. 46, 48 mit Fig. 54, 55 deutlich erkennen lässt; 2) die stärkere Ausbildung der 2. Kieme (bei einem Embryo von 2,4 cm ist sie 6,5 mm lang) und 3) die grössere Zahl von deutlichen secundären Ringeln.

PETERS¹⁾ giebt an, dass das kleinste der von MÖBIUS von den Seychellen mitgebrachten Exemplare von *Coecilia rostrata* (= *Hypogeophis rostratus*) 35 mm lang gewesen ist. Es kommen Grössenunterschiede vor (vergl. die Angaben unter Erklärung der Tafeln), indessen wenn in meinem reichen Material von *H. rostratus* derartig kleine Thiere nicht vorhanden sind, die Grösse der ältesten, noch in den Eihüllen liegenden Embryonen bereits 6,5 cm beträgt, so scheint mir die Ansicht berechtigt zu sein, dass jene *Coecilia rostrata* von 35 mm Länge eine *H. alternans* gewesen ist. Auch für diese Form wäre das Exemplar noch ungewöhnlich klein, indem der grösste, noch nicht freie Embryo 4,2 cm lang war.

Zum Schluss möchte ich noch mit einigen Worten auf die Untersuchungen von P. und F. SARASIN eingehen. Die Umstände, dass ich, wie ich schon in der Einleitung zu dem ersten Beitrag hervorhob,

1) in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1875.

die Erfahrungen, welche die beiden Forscher beim Sammeln des Materials gemacht hatten, verwerthen konnte, und dass die Verhältnisse auf den Seychellen wahrscheinlich viel günstiger lagen als auf Ceylon, haben es bewirkt, dass mein Material weit vollständiger ist als das ihrige. In Folge der zum Theil grossen Lücken sind ihnen, so viele wichtige Thatsachen aus der Entwicklung dieser ausserordentlich interessanten Amphibien sie auch zum ersten Male aufgedeckt haben, doch manche entgangen, wie die vorliegende Darstellung gezeigt haben wird. Es sind auch einige irrige Deutungen vorgekommen, wie es wohl Jedem passiren muss, welcher zum ersten Mal die bis dahin so gut wie unbekannte Entwicklung eines Thieres an einem nicht lückenlosen Material studirt. Ich halte es nicht für zweckmässig, alle einzelnen von ihnen wiedergegebenen Stadien durchzugehen und mit den meinigen zu vergleichen, schon deshalb, weil die Entwicklung von *Hypogeophis* zwar im Grossen und Ganzen gleich verläuft, aber in einem wichtigen Punkte sicher von derjenigen von *Ichthyophis* abweicht, nämlich darin, dass sie bedeutend abgekürzt ist und deshalb Stadien, wenn sie auch in Bezug auf einige Anlagen gleich weit vorgeschritten erscheinen, in Bezug auf andere zurück und also nicht vergleichbar sind.

Während die *Ichthyophis*-Larven noch ein Wasserleben durchmachen, fällt dieses für *Hypogeophis* ganz fort. Die ganze Entwicklung der letztern Form verläuft in den Eihüllen, und der Embryo nimmt nach dem Verlassen derselben sofort die gleiche Lebensweise wie die erwachsenen Thiere an. Dadurch ist die Entwicklung bedeutend abgekürzt. So erfolgt die Anlage des Visceralapparats, die äussere Segmentirung viel früher als bei *Ichthyophis*; die Anlagen der Extremitäten, der Tentakel u. a. treten viel früher auf. Die Entwicklung ist aber nicht nur abgekürzt, sondern es sind auch die Anpassungen an ein Wasserleben zum Theil ganz verschwunden, zum Theil in der Rückbildung begriffen. So fehlt der Schwanzsaum, welcher bei *Ichthyophis* noch bei der freien, im Wasser lebenden Larve vorhanden ist, bei *Hypogeophis* ganz; so schliesst sich das Kiemenloch gleich nach der Rückbildung der Kiemen, während es bei der freien Larve der ceylonesischen Form noch lange persistirt. Die Hautsinnesorgane, welche ebenfalls noch während des Larvenlebens hoch entwickelt sind, treten bei *Hypogeophis* nicht nur früher auf (auf dem Stadium der Fig. 40), sondern verschwinden auch schon geraume Zeit vor dem Verlassen der Eihüllen. Vielleicht ist

auch die geringere Entwicklung der Kiemen, besonders der 3., in gleichem Sinne aufzufassen, indem die Lungen früher zur Function kommen.

Marburg, Zoologisches Institut,
28. Juni 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Da die Figuren ausführlich im Text besprochen sind, so beschränke ich mich hier auf einige Angaben über die Grösse der meisten Embryonen. Die Figg. 51—55 stellen Embryonen von *H. alternans* dar, die übrigen solche von *H. rostratus*. Die Figuren der Taf. 22 und 23 ausser Fig. 17 und 28, der Taf. 24 ausser Fig. 41 c und 45 sind 9 fach die Figg. 17, 28, 41 c, 45, 51—53 sind 6 fach, die Figg. 46—50, 54 55 sind 2 fach vergrössert.

Tafel 22.

Fig. 1.	Länge des Embryos	Fig. 8.	Länge 6 mm
	4 $\frac{1}{2}$ mm.	Fig. 9.	" 6,2 "
Fig. 2.	Länge 5 mm.	Fig. 10.	" 6,9 "
Fig. 3.	" 5 "	Fig. 11.	" 6,5 "
Fig. 4.	" 5,2 "	Fig. 12.	" 7 "
Fig. 5.	" 5,4 "	Fig. 13.	" 8 "
Fig. 6.	" 5,5 "	Fig. 14.	" 8,5 "
Fig. 7.	" 6 "	Fig. 15.	" 8,3 "

Tafel 23.

Fig. 18.	Länge 9,5 mm	Fig. 29.	Länge 1,8 cm
Fig. 21.	" 1,3 cm	Fig. 30.	" 2 "
Fig. 22.	" 1,5 "	Fig. 31.	" 1,8 "
Fig. 23.	" 1,8 "	Fig. 32.	" 1,9 "
Fig. 24.	" 1,4 "	Fig. 35.	" 2 "
Fig. 25.	" 1,5 "	Fig. 36.	" 2,1 "
Fig. 26.	" 2 "		

Tafel 24.

Fig. 37.	Länge	2,2	cm	Fig. 42.	Länge	3,3	cm
Fig. 38.	"	2,5	"	Fig. 43.	"	3,5	"
Fig. 39.	"	2,6	"	Fig. 45.	"	4	"
Fig. 41.	"	3,3	"				

Tafel 25.

Fig. 46.	Länge	4,3	cm	Fig. 51.	Länge	1,6	cm
Fig. 47.	"	5,8	"	Fig. 52.	"	1,8	"
Fig. 48.	"	6	"	Fig. 53.	"	2,4	"
Fig. 49.	"	6,5	"	Fig. 54.	"	3,1	"
Fig. 50.	"	6,5	"	Fig. 55.	"	4,2	"

Beiträge zur Kenntniss der Spinnenaugen.

Von

Ernst Hentschel.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Hierzu Tafel 26—27.

Einleitung.

Die ersten eingehendern Angaben zur Morphologie der Spinnenaugen finden sich in der umfangreichen Arbeit GRENACHER's „Ueber das Sehorgan der Arthropoden“. Der Autor macht in diesem Werke darauf aufmerksam, dass sich in den Augen der einzelnen Spinne zwei verschiedene Ausbildungsweisen der Retina nachweisen lassen, dass nämlich im einen Fall die Stäbchen nach aussen, im andern Fall nach innen von den Kernen der Retinazellen liegen. BERTKAU bestätigte später diese auffallende Thatsache und constatirte ferner, dass die beiden Typen der Retina immer auf bestimmte Augen vertheilt sind. Er unterschied demnach im Hinblick auf die Augen anderer Arachniden die aufrechten „Hauptaugen“ von den inversen „Nebenaugen“. — Bot nun schon das in der Reihe der wirbellosen Thiere fast einzig dastehende Vorkommen inverser Augen dem vergleichend-anatomischen Verständniss grosse Schwierigkeiten dar, so wurden dieselben noch vermehrt durch die widersprechenden Angaben der beiden genannten Autoren über den feinem Bau, speciell über die Innervation der Retina. Nach GRENACHER sollte in den Nebenaugen die Nervenfaser, vom Grunde des Auges kommend, sich zur Retinazelle erweitern und diese zuerst das Stäbchen, dann den Kern umschliessen. Dagegen behauptete BERTKAU, dass die Fasern, zwischen den Stäbchen hindurchtretend, sich mit dem kernführenden Theil der Zelle verbänden, dass also nicht der Kern, sondern das Stäbchen den freien, peripheren Theil der Zelle einnähme.

Wollte man nun den ungewöhnlichen Bau der Retina auf den gewöhnlichen, bei wirbellosen Thieren allgemein verbreiteten aufrechten Typus zurückführen, so waren zwei Annahmen möglich: in Anschluss an die Angaben GRENACHER's musste man eine Verlagerung von Kern und Stäbchen innerhalb der einzelnen Sehzelle vermuthen, während die Anschauung BERTKAU's auf die Annahme einer Inversion der ganzen Retina hinleitete.

Inzwischen ergaben nun jedoch LOCY's entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Hauptauge der Spinnen, sowie die entsprechenden Arbeiten PURCELL's und PARKER's über die Hauptaugen anderer Arachniden, dass es gar nicht berechtigt ist, für diese Augen einen ursprünglich aufrechten Bau der Retina anzunehmen, sondern dass dieser die Folge einer Einstülpung ist; dass sich vielmehr die Stäbchen am ursprünglich vom Licht abgewandten, innern Ende der Sehzellen ausbilden. — Die Entwicklung der Nebenaugen wurde von MARK einer eingehenden Untersuchung unterworfen, ohne dass es jedoch diesem Autor gelang, seine Resultate über allen Zweifel sicher zu stellen. Auch schienen vereinzelte Angaben anderer Autoren (PURCELL, KISHINOUE) ihnen zu widersprechen.

Für meine erneute Untersuchung der Spinnenaugen waren in Folge dessen hauptsächlich die beiden Fragen leitend:

- 1) In welcher Weise wird die Retina der Nebenaugen innervirt?
- 2) Wie entwickeln sich die Nebenaugen?

Auch die Hauptaugen habe ich einer Nachuntersuchung unterworfen.

Das Material meiner Untersuchungen entstammt zum grössten Theil der Umgebung von München und wurde in erster Linie der Familie der Lycosiden entnommen, die sowohl durch ihr reichliches Vorkommen und die leichte Bestimmbarkeit der von der Mutter mit herumgetragenen Eier als auch durch die relativ beträchtliche Grösse der Nebenaugen besonders geeignet erschien. Die Bestimmung geschah zumeist nach SIMON's „Les Arachnides de France“, Anfangs auch nach andern Werken.

Die Untersuchungsmethoden waren zunächst die von PURCELL angegebenen: Conservirung in einer Mischung von Pikrinsäure und absolutem Alkohol, Pigmententfernung durch GRENACHER'sche Flüssigkeit, Aufbewahrung in essigsauerm Kali (später in Canadabalsam). Ausserdem benutzte ich zur Conservirung Chitin erweichende Mittel, wie Formol (10 %) und Salpetersäure (10 %), die zwar nie in jeder Beziehung gute Präparate lieferten, aber oft manche

Verhältnisse besonders gut zeigten. Sehr geeignet war dagegen PERENYI'sche Flüssigkeit. — Die Eier wurden in kaltem oder warmem Sublimat und Sublimat-Alkohol conservirt. Die Doppelfärbung mit Hämalun und Congoroth liess nichts zu wünschen übrig. — Die Figuren wurden mit Hülfe der Camera lucida entworfen, und (soweit nicht anders angegeben) bei der Ausführung jede bewusste Schematisirung selbst da vermieden, wo die Mängel des Präparats eine solche aus ästhetischen Gründen gerechtfertigt haben würden.

Schliesslich sei es mir noch gestattet, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. RICHARD HERTWIG, für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit und deren dauernde freundliche Unterstützung meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

1. Die Hauptaugen.

Als Hauptaugen bezeichnet BERTKAU das vordere innere Augenpaar der Spinnen, das sich in seiner Anatomie wie in seiner Entwicklung wesentlich von den drei übrigen Augenpaaren unterscheidet. Bau und Entwicklung dieser Augen sind relativ einfach. Ersterer wurde hauptsächlich von GRENACHER und BERTKAU, letztere von LOCY eingehenden Untersuchungen unterworfen. Meine Untersuchungen beschränkten sich fast ausschliesslich auf die Familie der Lycosiden, die ich wegen ihrer für das Studium der Nebenaugen günstigen Verhältnisse wählte, trotzdem die Hauptaugen hier wegen ihrer Kleinheit schwieriger zu untersuchen sind als bei andern Formen.

Ich habe zwischen den Angaben GRENACHER's und BERTKAU's keine wesentlichen Differenzen auffinden können und stimme in meinen eigenen Resultaten sowohl mit ihnen als auch mit den Angaben LOCY's nahezu vollständig überein. Wenn ich diesen Augen dennoch eine wiederholte Darstellung zu Theil werden lasse, so geschieht es besonders mit Rücksicht auf die nachfolgende Besprechung der Nebenaugen.

A. Anatomie.

(Vergl. das Schema Fig. 21 A.)

Die Hauptaugen der Lycosiden (Fig. 1) unterscheiden sich von denen anderer Familien dadurch, dass sie sehr tief gebaut d. h. in der Richtung der Augenaxe bedeutend gestreckt sind. Es lässt sich zwischen dem Augenbulbus und dem Nervus opticus keine so bestimmte

Grenze erkennen, wie sie in den Nebenaugen durch die so genannte postretinale Membran gebildet wird. Diese ist zwar auch hier vorhanden, doch wird sie von dem Nervenstrang, der nur einfach zu sein scheint, so breit durchsetzt, dass nur die seitlichen und ganz geringe basale Partien zurückbleiben, das Auge also fast continuirlich in den Nervenstrang überzugehen scheint. — In andern Familien (Fig. 2), wo die Hauptaugen grösser und die Nervenbündel weniger umfangreich sind, lässt sich die postretinale Membran auch am Grunde des Auges sehr deutlich erkennen; sie ist durchaus von der Beschaffenheit wie bei den unten zu beschreibenden Nebenaugen.

Im Uebrigen ist das Auge der Typus eines „Stemma“ d. h. eines Auges, in dem die Retina aus einem umgewandelten Stück des Epithels besteht („Ocellus“) und von einer gesonderten, durchsichtigen, als „Glaskörper“ bezeichneten Schicht überlagert wird, die nach aussen eine einfache chitinöse Linse abscheidet. Die Nervenfasern verlaufen direct vom Gehirn nach dem Grunde des Auges und den innern Enden der Retinazellen.

Der Linse und dem Glaskörper, die als modificirte, aber in ihrer ursprünglichen Lage verharrende Theile des Epithels, bez. der Körpercuticula anzusehen sind, habe ich keine genaue Untersuchung zu Theil werden lassen. Beide sind von frühern Autoren eingehend beschrieben worden und stimmen auch in jeder Beziehung mit den entsprechenden Theilen der Nebenaugen überein.

Der eigentliche Sinnesapparat des Auges ist von verhältnissmässig einfachem Bau. Die lang gestreckten Retinazellen, die in einer einzigen Schicht angeordnet sind, legen sich mit ihren äussern, dem Licht zugekehrten Enden unmittelbar an die Basis der Glaskörperschicht an und bilden an diesem Ende die Stäbchen aus. Diese liegen also ausserhalb von den Kernen, weshalb GRABER nach der Lage der letztern die Hauptaugen „postbacillär“ nannte im Gegensatz zu den „präbacillären“ Nebenaugen. In den Hauptaugen der Lycosiden sind die Stäbchen gewöhnlich nicht so deutlich wie bei den Nebenaugen in einer gleichmässigen und geschlossenen Schicht angeordnet (Fig. 1). In andern Familien, wo die Hauptaugen verhältnissmässig grösser sind, pflegt die Stäbchenschicht regelmässiger und deutlicher ausgeprägt zu sein (Fig. 2).

Das innere, dem Licht abgekehrte Ende der Retinazellen umschliesst den Kern, und mit diesem Ende treten auch die Nervenfasern in Verbindung. GRENACHER und BERTKAU haben diese Verbindung so dargestellt, als fände ein allmählicher Uebergang aus der

Nervenfasern in die Retinazelle statt, indem jene, sich allmählich erweiternd, den Kern einschloss. Ich habe in meinen Schnitten keine derartigen Bilder gefunden, vielmehr liess sich, wo die Umgrenzung der Retinazelle überhaupt deutlich zu erkennen war, eine allseitig gleichmässige keulenförmige Endanschwellung der Zelle, die den Kern einschloss, wahrnehmen, während andererseits die Nervenfasern in ihrem ganzen Verlauf eine gleich bleibende Dicke zeigten. Ueberhaupt habe ich niemals in den Augen der Spinnen die von BERTKAU auch an anderer Stelle angenommene Verdickung oder Verdünnung einer Nervenfasern beobachten können.

Günstiger als die Lycosiden sind für das Studium des Nervenansatzes an die Retinazelle in den Hauptaugen diejenigen Spinnen, bei denen das Nervenfaserbündel nicht vom Grunde her, sondern von der Seite in das Auge eintritt, wie z. B. bei einigen Drassiden (Fig. 2). Hier müssen die Nervenfasern, um an das hintere, kernführende Ende der Retinazellen herantreten zu können, von der Dorsalseite des Körpers her nach dem Grunde des Auges umbiegen, und man sieht daher die einzelnen, von der Eintrittsstelle aus einander strahlenden Nervenfasern quer durch die Zellenmasse hindurch in flachen Bogen nach den Kernen der einzelnen Zellen verlaufen, so dass man sie oft auf ihrem ganzen Wege genau verfolgen kann. Dasselbe Verhalten bringt BERTKAU (Fig. 1) für das Hauptauge von *Meta* zur Darstellung. — Die Verbindungsstelle zwischen Retinazelle und Nervenfasern entzog sich leider sowohl hier wie bei den Nebenaugen vollständig meiner Untersuchung.

B. Entwicklung. (Vergl. das Schema Fig. 19.)

So einfach die Entwicklung der Hauptaugen bei den Spinnen ist, so hat sie doch einen so eigenthümlichen Verlauf, dass sie der Homologisirung dieser Augen mit denen anderer Thiergruppen ausserhalb der Classe der Arachniden bedeutende Schwierigkeiten entgegensetzt. Befremdend ist nämlich der von allen Autoren übereinstimmend beschriebene Umstand, dass die Stäbchen in den Retinazellen, die sich aus einem Theil des Epithels differenziren, nicht an den ursprünglich (in der Epidermis) nach aussen gerichteten, sondern an den innern, dem Licht ursprünglich abgewandten Zellenden liegen. Erst in Folge einer Einstülpung kommt die betreffende Schicht in eine Lage, die dennoch die sich ausbildenden Stäbchen dem Licht zugewandt sein lässt, wie es in den Augen fast aller wirbellosen Thiere die Regel ist.

Auch ich vermag nur diese eigenthümliche Thatsache zu bestätigen. — Die Entwicklung des Auges beginnt mit einer taschenförmigen, von unten nach oben gerichteten Einstülpung am vordern Ende des Kopfs, die ursprünglich für beide Augen gemeinsam zu sein scheint und erst später zur Ausbildung der beiden getrennten Bulbi führt. Die äussere Wand dieser Tasche (Fig. 3) legt sich eng an die davor liegende Epithelschicht an, verdickt sich ganz beträchtlich und bildet, nachdem die Einstülpung zur vollständigen Abschnürung einer Blase geführt hat, die Retina aus, indem sie die Stäbchen an dem centralen, jetzt nach aussen, früher aber nach innen gerichteten Zellende entstehen lässt (Fig. 4 B).

Die hintere Wand der Tasche verdünnt sich unter allmählichem Schwinden der Zellkerne mehr und mehr und bildet die später an ihrer Stelle liegende postretinale Membran aus.

Aus der ausserhalb der Retina in ihrer ursprünglichen Lage verbleibenden Schicht entwickelt sich der Glaskörper. Zu diesem Zweck ordnen sich die Zellen in einer einzigen, einem Cylinderepithel gleichenden Schicht an, strecken sich beträchtlich in die Länge und verlagern ihre Kerne sämmtlich an das innerste Ende des Zellkörpers (Fig. 1, 2). Zwischen den Zellen sowie am Grunde dieser Schicht werden deutlich erkennbare Membranen ausgeschieden, welche die einzelnen Zellen von einander und von den Retinazellen trennen. Jedoch geschieht dies erst auf ziemlich späten Entwicklungsstadien.

Während dieser Entwicklung müssen die Nervenfasern, um mit den Zellen der Retina in dauernder Verbindung bleiben zu können, die taschenförmige Einstülpung umgehen und treten deswegen von der dorsalen Seite her zwischen der äussern Wand der Tasche (bez. Blase) und dem sie überlagernden Epithelabschnitt, also zwischen retinogener und vitreogener Zellschicht in das embryonale Auge ein (Fig. 3, 4 B). Den Uebergang von dem ursprünglich seitlichen zu dem definitiven basalen Eintritt des Nervenbündels in das Auge habe ich nicht im Einzelnen verfolgen können, jedoch scheint mir die Anatomie der ausgebildeten Augen darüber Auskunft zu geben. Die vergleichende Prüfung der besprochenen Verhältnisse bei verschiedenen Spinnengruppen zeigt nämlich, dass der Nerveneintritt an verschiedenen Stellen zwischen der Mitte des Augengrundes und dem dorsalen Rande des Auges stattfinden kann. Vielleicht darf man auf Grund dieser Thatsache für die ontogenetische Entwicklung eine Verschiebung der Nerveneintrittsstelle in dem genannten Bezirk annehmen, die je nach der betreffenden Art bis zur Mitte des Augengrundes fortschreiten

oder auf einem frühern Stadium stehen bleiben kann (vergl. Fig. 4, 2 und 1).

Die Präparate, welche ich von Entwicklungsstadien anderer Spinnen besitze, zeigen dieselben Verhältnisse, wie ich sie für die Lycosiden beschrieben habe.

2. Die Nebenaugen.

Die drei Augenpaare der Spinnen, welche BERTKAU als „Nebenaugen“ zusammenfasst, nämlich die hintern Mittel- und die beiden Paare der Seitenaugen, verdienen diesen Namen nur in so fern, als sie sich mit den Nebenaugen anderer Arachniden homologisiren lassen. Nur ein morphologisches Verhältniss wird in diesem Namen zum Ausdruck gebracht, denn in biologischer Beziehung dürften die „Nebenaugen“ keineswegs den „Hauptaugen“ gegenüber eine untergeordnete Rolle spielen. Sowohl die Complicirtheit ihres innern Baues als auch in vielen Fällen ihre Grösse scheinen sogar darauf hinzudeuten, dass ihre Bedeutung im Leben der Spinnen grösser ist als die der Hauptaugen. — Anatomie und Entwicklung der Nebenaugen sind daher auch viel länger unklar geblieben als die der Hauptaugen. Ich werde mich bemühen, den Typus ihrer innern Structur und ihrer Entwicklung, wie ich ihn in der Familie der Lycosiden gefunden habe, darzustellen und die Abweichungen, welche in andern Familien der Spinnen vorkommen, darauf zurückzuführen suchen. Meine Angaben beziehen sich in erster Linie auf die zweite Augenreihe der Lycosiden, die den hintern Mittelaugen anderer Spinnen entspricht. Die Augen der dritten Reihe (hintern Seitenaugen) sind nur gelegentlich berücksichtigt, besonders weil ihre Lage zu den gewöhnlichen drei Schnittrichtungen, der sagittalen, transversalen und frontalen, keine günstige ist. Sowohl diese wie auch die vordern Seitenaugen, die ich ihrer Kleinheit wegen nur flüchtig angesehen habe, zeigen jedoch keine wesentlichen Abweichungen von den Augen der zweiten Reihe.

A. Anatomie.

(Vergl. das Schema Fig. 21 B.)

Die Anatomie der Nebenaugen ist von einer Reihe von Autoren eingehender Untersuchung unterzogen worden. Die wichtigsten Arbeiten auf diesem Gebiet dürften wieder die von GRENACHER und BERTKAU sein, deren Resultate ich zum grossen Theil bestätigen, zum Theil ergänzen und in einigen Punkten widerlegen zu können hoffe.

Bekanntlich besteht das Nebenauge der Spinnen aus einer Reihe hinter einander liegender, scharf von einander abgegrenzter Schichten, die sich — auch ihrer physiologischen Bedeutung nach — in drei Gruppen eintheilen lassen, nämlich:

- 1) Linse und Glaskörperschicht,
- 2) Retinaschicht, Tapetum und Nervenfaserschicht,
- 3) die das Auge nach hinten abschliessende so genannte post-retinale Membran.

Linse und Glaskörperschicht, in denen ohne Schwierigkeit modificirte, aber in ihrer ursprünglichen Lage verharrende Theile des Chitins und der Epidermis wiederzuerkennen sind, haben einen so einfachen Bau und sind so oft und eingehend beschrieben worden, dass ich sie hier übergehen zu können glaube. Ehe ich mich jedoch zu der hintern Hälfte des Auges wende, halte ich es für nothwendig, noch einmal auf die sogenannte „präretinale Membran“ einzugehen, die angeblich den vordern Theil des Auges von dem hintern trennen soll. GRABER beschrieb dieselbe als „cuticulare Membran, welche sich als selbständige Schicht zwischen Glaskörper und Retina einschiebt“. Danach wurde sie einer der Hauptstreitpunkte in der Anatomie des Spinnenauges. GRABER, MARK u. A. legen ihr eine grosse Bedeutung für die Entwicklung des Auges bei. Meine Schnitte zeigen fast regelmässig diese Membran. Sie bildet eine deutliche Scheidewand zwischen Glaskörper und Retina. Dennoch möchte ich sie nicht als „präretinale“ Membran der „postretinalen“ gegenüber stellen, da mir beides ganz verschiedene Bildungen zu sein scheinen. Die so genannte präretinale Membran ist nämlich nicht eine einfache Lamelle, sondern setzt sich deutlich zwischen die einzelnen Zellen des Glaskörpers hinein fort; sie erinnert daher lebhaft an die Zellwände prosenchymatischer Pflanzenzellen, die an der Basis mit einander zu einer einheitlichen Lamelle verschmolzen sind. Mithin ist dieses ganze Gebilde als ein Theil — eine Ausscheidung — des Glaskörpers zu betrachten und keineswegs als eine indifferent zwischen den beiden benachbarten Zellenschichten liegende „selbständige“ Membran aufzufassen. Eine ganz andere Bedeutung weisen meine anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Resultate der postretinalen Membran zu. Sie entsteht aus einer einfachen Zellenschicht, die keine andere Function hat, als diese Membran auszuschleiden, und dient, ohne in Beziehung zu irgend einem besondern Theil des Auges zu treten, nur dazu, den ganzen Bulbus nach hinten abzuschliessen.

Der zweite und wichtigste Theil des Auges, in dem von vorn

nach hinten Retina, Tapetum und Nervenfasern als drei concentrische Schichten auf einander folgen, gewinnt dadurch einen sehr complicirten Bau, dass die Nervenfasern zwischen die Elemente des Tapetums und der Retina eindringen und diese Schichten zum Theil durchsetzen.

Die Retina ist eine mehr oder weniger muldenförmig eingesenkte, concave, einfache Zellschicht, die nach vorn vom Glaskörper, nach hinten von der postretinalen Membran begrenzt wird. Nur scheinbar besteht sie aus zwei Schichten, der vordern „Kernschicht“ und der hintern „Stäbchenschicht“ früherer Autoren. Thatsächlich geht jede einzelne Zelle durch beide Schichten hindurch und ist in der „Kernschicht“ durch den kernführenden, in der „Stäbchenschicht“ durch den stäbchenführenden Theil vertreten. Die Zellen bilden die Stäbchen am hintern, dem Licht abgewandten Ende aus eine Eigenthümlichkeit, die das Spinnenaugen mit den Augen nur sehr weniger Wirbellosen gemein hat. Ein Längsschnitt durch die Retina zeigt die Stäbchen palissadenartig neben einander stehend, so dass sie wie eine besondere, von der darüber liegenden Zellenmasse getrennte Schicht erscheinen.

Die kernführenden Theile der Retinazellen liegen ausserhalb von den Stäbchen in viel ungleichmässigerer, oft wirrer Anordnung. Besonders häufig sind die Kerne von der Mitte nach den Seiten gedrängt, ein Lageverhältniss, das sein Extrem ausserhalb der Familie der Lycosiden in den Fällen erreicht, wo die Kerne gar nicht mehr zwischen Stäbchen- und Glaskörperschicht liegen, sondern seitlich neben diesen Schichten an der postretinalen Membran, gleichsam als wären sie durch ein näheres Zusammentreten von Stäbchenschicht und Glaskörper seitlich hinausgepresst. Dieses Verhalten findet sich z. B. in den Familien der Attiden (Fig. 5), Argyronetiden und Drasiden. — Häufig lässt sich in den Augen der Lycosiden trotz der wirren Lage der obern Theile der Zellen die Verbindung zwischen Stäbchentheil und Kerntheil gut erkennen; schwieriger wird dies, wenn die Kerne seitlich neben dem Augenbulbus liegen. In solchen Fällen zeigen jedoch zuweilen Schnitte, die nahezu senkrecht zur Augenaxe und dicht an der Oberfläche der Stäbchenschicht geführt sind, sehr deutlich dünne, fadenförmige Gebilde, die sich einerseits mit den obern Enden der Stäbchen, andererseits mit den peripher liegenden Kernen verbinden und die lang ausgezogenen Mittelstücke der Retinazellen darstellen (Fig. 5).

Allem Anschein nach bildet jede Zelle ein zweitheiliges (nicht zwei einzelne!) Stäbchen aus, das die Form eines längs gespaltenen, meist oben und unten abgerundeten Cylinders hat. Auf Querschnitten

erscheinen die beiden Theile in Folge dessen halbmondförmig, mit einander zugewandten geraden Seiten (Fig. 12). Bei der Untersuchung von Längsschnitten, die etwas macerirt sind, lässt sich häufig auch eine schichtartige Quertheilung der Stäbchen erkennen, wie sie von PURCELL für die Phalangidenaugen beschrieben wurde (Fig. 13).

Ein Punkt, welcher mir für das Verständniss des Auges von grosser Bedeutung zu sein scheint, ist schliesslich noch die eigenthümliche Anordnung der Stäbchen, auf die zuerst GRENACHER die Aufmerksamkeit lenkte. Er gab an, dass die Stäbchen in einem einzigen, in sich zurück laufenden, rosettenartig ein- und ausgefalteten Bande neben einander gestellt seien (vergl. tab. 3, fig. 24); dagegen stellt BERTKAU in seiner fig. 8 C ihre Anordnung als einzelne Reihen dar, die paarweise an beiden Enden in einander übergehen und dadurch Doppelreihen erzeugen. Meine Präparate sprechen durchweg für die Anschauung GRENACHER's, deren Richtigkeit manche Schnitte mit grosser Bestimmtheit beweisen.

Oft sind allerdings die Stäbchenreihen so dicht gedrängt, dass ihr Zusammenhang nur sehr schwer klar zu stellen ist; oft ist auch die Krümmung der ganzen Schicht eine so starke, dass selbst auf dicken Schnitten, die senkrecht zu einem Theil der Stäbchenmasse geführt sind, nicht eine ganze Stäbchenreihe von einem bis zum andern Ende getroffen wird. Aber zwei Momente leiten doch zu klarem Verständniss der Stäbchenanordnung: einmal die Beziehungen der Stäbchenreihen zu den früher von BERTKAU beschriebenen Streifen des Tapetums, worauf ich später zurückkomme, und dann vor allem die Entwicklungsgeschichte des Auges. Auf frühern Entwicklungsstadien zeigen nämlich senkrecht zur Augenaxe geführte Schnitte oft mit grosser Deutlichkeit die rosettenförmige Anordnung des Stäbchenbandes (Fig. 18), weil dann die Schleifen der Rosette noch bei weitem nicht so zahlreich, so lang und so schmal sind wie im ausgebildeten Auge und deswegen, in lockerer Anordnung liegend, leicht in ihrem Zusammenhang erkannt werden können. Ausserdem wird diese Beobachtung durch den Umstand begünstigt, dass in der betreffenden Entwicklungsperiode ein Stadium auftritt, während dessen die Retina nahezu in einer Ebene gelegen ist (Fig. 4 A).

Auf die Bedeutung der besprochenen Stäbchenrosette kann ich erst nach Beschreibung des Tapetums und der Nervenfaserschicht näher eingehen, weil diese drei Elemente des Auges in engster Beziehung zu einander stehen.

Hinter, bez. unter der Retina liegt das Tapetum als eine ver-

hältnissmässig dünne, fasrige Schicht von gelbbrauner Farbe, die im ausgebildeten Auge gewöhnlich keine Zellkerne erkennen lässt. BERTKAU hat das Tapetum in so eingehender Weise untersucht, dass ich seiner Darstellung nur wenige berichtigende Bemerkungen hinzuzufügen habe.

Die Form des Tapetums variirt zwischen einer nur schwach eingesenkten Mulde und einer tiefen, trichterförmigen Tasche. Im Allgemeinen gleicht seine Gestalt etwa einer Nusschale, deren Längsaxe in den Augen der zweiten Reihe bei den Lycosiden in die Sagittalebene des Körpers zu liegen kommt. Dieser Längsaxe entsprechend besitzt das Tapetum im Grunde einen oft sehr schmalen Spalt, der das ganze Gebilde in zwei Hälften zerlegt, und jede dieser Hälften ist wieder durch eine Anzahl zu dem Längsspalt senkrecht stehender Querspalten in eine Reihe paralleler Streifen zerschlitzt, die wie die allerdings sehr breit zu denkenden Zinken zweier Kämme einander gegenüberstehen und mit einander alterniren (Fig. 9).

Diese meine Resultate in Bezug auf den Bau des Tapetums stimmen mit den Angaben BERTKAU's in so fern nicht überein, als dieser Autor die Haupt- und Längsspalte nicht kennt, welche die Mitte des Tapetums durchzieht. In Folge dessen sind in seiner Figur die Querspalten völlig von einander getrennt, alterniren aber mit einander, wie es auch meinen Befunden entspricht. Das Vorhandensein der Längsspalte, die einzelne meiner Präparate sehr deutlich zeigen (Fig. 9), bestätigen jedoch auch die Angaben MARK's über die Entwicklung des Tapetums. Da nun aber nach MARK auf frühern Stadien die Spalte verhältnissmässig viel breiter zu sein scheint als im ausgebildeten Auge, da man also eine allmähliche Annäherung der beiden Tapetumhälften gegen einander annehmen muss, so könnte möglicher Weise in höher ausgebildeten Augen ein vollständiger Schluss der Längsspalte stattfinden und demgemäss BERTKAU's Angabe doch auf richtiger Beobachtung beruhen. Ich hatte keine Gelegenheit, diese Frage zu entscheiden.

Führt man Schnitte in der Richtung der Längsspalte, so werden natürlich die Querspalten und Streifen senkrecht durchschnitten und stellen sich deswegen als ein in regelmässigen Zwischenräumen durchbrochener Streifen dar (Fig. 6 und 10).

Hinter dem Tapetum, von diesem und der postretinalen Membran eingeschlossen, liegt die gewöhnlich ziemlich umfangreiche Nervenfaserschicht. Die einzelnen Fasern verlaufen vom Tapetum aus und senkrecht dazu nach dem Grunde des Auges, wo sie sich in mehreren

kleinern oder einem grossen Bündel vereinigen und die postretinale Membran durchsetzen. Ich habe niemals Nervenfasern bemerken können, die in anderer Richtung, etwa seitlich an der postretinalen Membran hin und an der Stäbchenschicht vorüber, verliefen. Alle Fasern führten vom Augengrunde in möglichst gerader Richtung nach dem Tapetum oder, wo ein solches fehlt, wie bei den Attiden und bei *Argyroneta*, nach dem Grunde der Stäbchenschicht. Besonders hervorheben möchte ich noch, dass ich auch in den Augen, wo die Kerne der Retinazellen gleichsam seitlich zwischen Glaskörper und Stäbchenschicht herausgedrängt erscheinen und neben dem Augenbulbus liegen, niemals die Nervenfasern nach diesen Kernen hin habe verlaufen sehen, wie es BERTKAU in mehreren Fällen annimmt. Die Nervenfasern traten auch hier regelmässig am Grunde der Stäbchenschicht in die Retina ein, und ich glaube auch aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen annehmen zu dürfen, dass eine andere Verbindung zwischen beiden im Auge der Spinnen niemals vorkommt.

Ich wende mich nun zu einem der wichtigsten Punkte in der Anatomie des inversen Spinnenauges, dem Zusammenhang zwischen Nervenfaser und Retinazelle, und damit zu den complicirten gegenseitigen Beziehungen von Retina, Tapetum und Nervenfaserschicht. — GRENACHER, der das Tapetum niemals erwähnt, behauptete seiner Zeit mit grosser Bestimmtheit, jede einzelne Nervenfaser erweitere sich an ihrem distalen Ende, nehme das Stäbchen auf und setze sich schlauchförmig als Retinazelle fort, um am Ende den Kern zu umschliessen. Auf Grund dieser Auffassung entstand GRENACHER's bekanntes Schema des Nebenauges von *Epeira* (tab. 2, fig. 18 B). Dieser Anschauung trat BERTKAU entgegen. Nach ihm giebt es zwei verschiedene Verbindungsweisen zwischen Retinazellen und Nervenfasern. Im einen Falle sollen die Nervenfasern, zwischen Augenbulbus und postretinaler Membran verlaufend, bis gegen den Glaskörper vordringen und sich dort mit den vordern, kernführenden Theilen der Retinazellen verbinden. Ich erwähnte bereits, dass diese Anschauung durch meine Präparate nicht unterstützt wird. — Im andern Falle sollen die Nervenfasern durch das streifenförmig zerschlitzte Tapetum und zwischen den Stäbchen hindurch an das vordere Ende der Retinazellen herantreten, um sich mit diesem, von hinten her kommend, zu verbinden. BERTKAU kam zu dieser letztern Annahme, die er übrigens auch nicht völlig sicher zu begründen vermochte, hauptsächlich durch die Untersuchung von Zupfpräparaten, in denen es ihm gelang, einzelne Retinazellen zu isoliren. Ich habe mit diesem Verfahren keine

guten Erfolge erzielt, weil die schlauchförmigen Retinazellen meist so eng mit einander verschlungen waren und so fest an einander hafteten, dass mir ihre Isolation selten gelang. Dagegen sprechen alle meine Schnittpräparate mit grosser Bestimmtheit für die Anschauung BERTKAU's.

Unter Berücksichtigung von BERTKAU's Angaben corrigirten KORSCHOLT u. HEIDER (V. 1, 2, fig. 380 B) das GRENACHER'sche Schema. Sie fügten das Tapetum ein und trennten dadurch die vordern Retinazellen mit den Stäbchen von den hintern Nervenfasern. Andere Nervenfasern liessen sie seitlich an den Retinazellen vorbei zu deren vordern, kernführenden Enden verlaufen und sich mit diesen verbinden. Ich kann das erwähnte Schema auch in dieser Form nicht für richtig halten. In dasselbe wurde nämlich auch die Zerschlitzung des Tapetums in Streifen eingezeichnet, indem der Schnitt durch dasselbe nicht als einfache, sondern als in regelmässigen Abständen durchbrochene Linie dargestellt wurde; nun steht aber diese Zerschlitzung in engstem Zusammenhang mit dem Durchtritt der Nervenfasern durch das Tapetum. Selbst wenn also, was ich nicht glaube, eine Verbindung zwischen Retinazellen und Nervenfasern, wie sie dort angegeben wird, in einzelnen Fällen vorkommen sollte, so ist doch noch immer mit Sicherheit anzunehmen, dass sie nicht mit dem beschriebenen Bau des Tapetums zusammentrifft, da der einzige naheliegende Grund für die Zerschlitzung des Tapetums in Streifen, nämlich der Durchtritt der Nervenfasern, dann in Wegfall kommen würde. Ich habe deswegen das Schema von KORSCHOLT u. HEIDER einer erneuten Correctur unterworfen und unter Beibehaltung des zerschlitzen Tapetums die Nervenfasern in der Weise eingezeichnet, dass sie zwischen Tapetumstreifen und Stäbchen hindurch zu den kernführenden Enden der Retinazellen verlaufen (Fig. 21 B).

Sehr instructiv für die Begründung meiner Anschauung von der Innervation der Retina sind vor allem Schnitte, die senkrecht zu den oben erwähnten Streifen des Tapetums geführt wurden. Auf ihnen erscheinen die Querschnitte der Streifen wie eine Reihe von Gedankenstrichen neben einander liegend. Sind nun die Schnitte sehr dick, so sieht man deutlich die gleichmässige Masse der Nervenfasern sich am Grunde des Tapetums in der Weise zu Bündeln gruppiren, dass jedes Mal in der Lücke zwischen zwei quer geschnittenen Tapetumstreifen eine Anzahl Nervenfasern sich büschelförmig vereinigen und so den Eingang in die Retina finden (Fig. 6). Wie die Tapetumstreifen, so sind natürlich auf diesen Schnitten auch die oben erwähnten Stäbchen-

reihen senkrecht zu ihrer Verlaufsrichtung getroffen, und da jedem Tapetumstreifen zwei Stäbchenreihen entsprechen, so erscheint jetzt über jedem Streifenquerschnitt ein Stäbchenpaar. Wenn also die Nervenbündel zwischen zwei benachbarten Tapetumstreifen in die Retina eintreten, so müssen sie ihren weiteren Verlauf zwischen zwei Stäbchenpaaren nehmen, was man auch thatsächlich auf den betreffenden Schnitten erkennen kann; und zwar zeigt es sich, dass die Nervenfasern sich beiderseits von unten nach oben immer enger an die Stäbchen anschmiegen und an deren obern Enden in dem kernführenden Theil der Retinaschicht verschwinden.

Trifft man das Auge etwas schief zu den Streifen des Tapetums, wie es z. B. wegen der Krümmung der Schichten die den eben erwähnten entsprechenden, mehr seitlichen Schnitte thun, so kann ein einziger Schnitt eine Reihe paralleler Tapetumstreifen, darüber Stücke von Stäbchenreihen und dazwischen die Nervenfasern zeigen. Solche Schnitte müssen natürlich sehr dick sein, liefern aber dann mit Hülfe verschiedener Einstellungen des Mikroskops eine ungemein klare plastische Anschauung von den besprochenen Verhältnissen (Fig. 7).

Führt man Schnitte senkrecht zu den Streifen des Tapetums von geringerer Dicke als die oben erwähnten, so kann man oft, zumal in etwas macerirten Präparaten, einzelne Nervenfasern in ihrem ganzen Verlauf verfolgen (Fig. 10, 11). Aus der Nervenschicht hervortretend, wird die einzelne Faser, um an einem Tapetumstreifen vorüber zu kommen, häufig zu einer schwachen Einbiegung und Veränderung ihrer Richtung gezwungen. Dass sie, wie BERTKAU angiebt, unter dem Tapetum anschwillt, um sich bei dem Durchtritt plötzlich zu verdünnen, habe ich nie gefunden; die Nervenfaser erschien immer als ein in allen Punkten gleichmässig dicker Faden. Sie legt sich dann oberhalb vom Tapetum ihrer ganzen Länge nach eng an das betreffende Stäbchen an, wobei jedoch meistens die Grenze zwischen der Nervenfaser und dem stäbchenführenden Theil der Retinazelle deutlich erkennbar bleibt. Erst am obern Rande der Stäbchenschicht geht ihre Spur zwischen den dicht gedrängten, schlauchförmigen Zellen verloren.

Schliesslich überzeugten mich noch von der Richtigkeit meiner Anschauung die von BERTKAU bereits zur Begründung derselben herangezogenen Querschnitte durch die Stäbchenschicht (Fig. 12). Wie schon oben erwähnt wurde, zeigen diese Bilder die Querschnitte von den zahlreichen Parallelreihen der Stäbchen, von denen jede einzelne am centralen Ende in die eine, am peripheren in die andere ihrer beiden Nachbarreihen übergeht, so dass durch dieses regel-

mässige, zickzackförmige Hin- und Herbiegen des Stäbchenbandes das erwähnte Bild einer Rosette oder eines unregelmässigen Sterns erzeugt wird. Neben und zwischen diesen Stäbchenreihen finden sich ebenso viele Reihen ganz kleiner, punktförmiger Gebilde, die unzweifelhaft als Querschnitte von Nervenfasern anzusehen sind. Sehr regelmässig liegt neben jedem Stäbchenquerschnitt ein solches Pünktchen, bald ihm eng anliegend, fast als wäre es nur ein Theil von ihm, bald etwas davon entfernt; und so entsteht zu jeder Stäbchenreihe eine Parallelreihe von Nervenfasern. Es findet jedoch nicht etwa ein Alterniren dieser Reihen statt, sondern dieselben sind paarweise angeordnet: auf zwei Stäbchenreihen folgen zwei Nervenreihen u. s. f. Der regelmässig wiederkehrende Rhythmus dieser Anordnung erklärt sich sehr leicht aus der oben gegebenen Darstellung des Verlaufs der Nervenfasern: je zwei benachbarte Stäbchenreihen entsprechen einem Tapetumstreifen, auf dem sie stehen; je zwei benachbarte Nervenfasereihen entsprechen einer Tapetumspalte, durch welche sie in die Retina eintreten. Naturgemäss verbinden sich die Fasern einer Nervenreihe mit den Zellen, denen die benachbarte Stäbchenreihe angehört.

Alle die hier aufgeführten Thatsachen scheinen mir mit grosser Bestimmtheit für meine Auffassung von der Innervation der Retina zu sprechen. Leider war ich nicht im Stande, auch die Art und Weise der Verbindung zwischen Retinazelle und Nervenfaser, diesen beiden wichtigsten Elementen des Auges, einer Nachprüfung zu unterziehen, da mir die Isolirung gut erhaltener Retinaelemente nicht gelang.

Was schliesslich noch die sog. postretinale Membran betrifft, so erscheint diese als eine derbe, vermuthlich chitinöse Schicht, die dem ganzen Auge als Zusammenhalt und Abschluss dient und nur den in Bündeln vereinten Nervenfasern den Durchtritt gestattet.

B. Entwicklung.

(Vergl. das Schema Fig. 20.)

Die Entwicklung der Nebenaugen hat eine eingehende Darstellung nur in der Arbeit von MARK gefunden. Dieser Autor entwirft zum Schluss seiner Untersuchungen ein Schema, das auch in KORSCHULT u. HEIDER's Entwicklungsgeschichte übergegangen ist, das aber meinen Präparaten nach den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen dürfte. Darin stellt MARK die Anlage der Nebenaugen als eine einfache taschenförmige Einstülpung dar, durch die das Epithel in drei Schichten über einander gelagert wird. Aus diesen sollen Glaskörper,

Retina und postretinale Membran des erwachsenen Auges gebildet werden. Die Nervenfasern sollen Anfangs zwischen der ersten und zweiten Schicht von der Dorsalseite her, später erst in Folge einer Verlagerung durch die dritte Schicht hindurch an die mittlere retinogene Schicht herantreten. Die Entwicklung der Nebenaugen würde alsdann mit der der Hauptaugen bis auf den einen Punkt übereinstimmen, dass die Stäbchen dort an den äussern, hier an den innern Enden der Retinazellen entstehen und die Nebenaugen im Zusammenhang damit ein Tapetum ausbilden.

Uebrigens entspricht dieses Schema auch keineswegs den nach Präparaten angefertigten Zeichnungen MARK's, sondern scheint vielmehr ein Resultat theoretischer Erwägungen zu sein. Dagegen stimmen MARK's thatsächliche Resultate, wie er sie in seiner eingehenden Darstellung niedergelegt hat, gut mit den meinigen sowie mit den Angaben von KISHINOUE (vergl. dessen fig. 50, tab. 16) und nach KORSCHOLT u. HEIDER (V. 1, 2, p. 597) gemäss persönlichen Mittheilungen von PURCELL auch mit den Erfahrungen dieses Autors überein. — Ich werde auf das genannte Schema von MARK zurückkommen, nachdem ich meine eigenen Resultate zur Darstellung gebracht habe.

Auch in der Entwicklung der Nebenaugen beziehen sich meine Untersuchungen zum grössten Theil auf die zweite Augenreihe der Lycosiden. Jedoch sind die Seitenaugen der ersten Reihe sowie die dritte Augenreihe zuweilen berücksichtigt worden. Ihre Entwicklung zeigt keine Abweichung von dem Entwicklungstypus der zweiten Reihe.

Zum bessern Verständniss der Nebenaugenentwicklung will ich zunächst eine allgemeine Darstellung derselben geben, wie sie nach meinen Präparaten vor sich zu gehen scheint. — Vorausschicken möchte ich, dass im Folgenden die Bezeichnungen „dorsal, ventral, vorn, hinten und seitlich“ sich immer auf die Augen der zweiten Reihe beziehen. Wie schon oben erwähnt wurde, sind die Augen nicht rein radiär gebaut, sondern zeigen, besonders im Tapetum, eine Andeutung von bilateraler Symmetrie, die in der Entwicklungsweise des Auges begründet liegt und auf Embryonalstadien sogar sehr deutlich ausgeprägt ist. Man kann daher von einer Sagittal-, Frontal- und Transversalebene sprechen, die in den hier beschriebenen Augen mit den entsprechenden Ebenen des ganzen Körpers nahezu zusammenfallen. Ich bezeichne demgemäss mit „vorn“ und „hinten“ die beiden Enden der Augenaxe, mit „dorsal“ und „ventral“ die Richtungen senkrecht zur Frontalebene, mit „seitlich“ die Richtungen senkrecht zur Sagittalebene.

Ich verweise zum Verständniss des Folgenden auf das beigegebene Schema (Fig. 20), welches mediane Sagittalschnitte durch auf einander folgende Entwicklungsstadien darstellen soll. — Die Entwicklung beginnt mit einer schwachen, von einem ringförmigen Graben begrenzten Einsenkung des später lichtempfindlichen Epithels. — Die Ränder der dadurch entstehenden Vertiefung wachsen über sie empor und nach dem Centrum, nach der Axe der Einsenkung zu, so dass sie diese mehr und mehr überdecken. Jedoch ist diese Ueberwachsung keine gleichmässige, sondern sie schreitet am dorsalen Rande bei weitem stärker fort als am ventralen, während die beiden Seiten des Auges in dieser Beziehung keinen Unterschied zeigen. Zunächst ist natürlich für das überwachsende Gewebe, da man es als eine Faltenbildung des Epithels auffassen muss, Zweischichtigkeit anzunehmen, die jedoch mehr und mehr schwindet. Schliesslich, wenn sich das Zellenmaterial über der zukünftigen Retina von allen Seiten her vereinigt hat und verschmolzen ist, entsteht daraus der Glaskörper, der nur durch eine einzige Lage von hohen Cylinderzellen gebildet wird.

Entgegen dem Vorwachsen des die Einsenkung umgebenden Epithels vertieft sich allmählich der zwischen diesem Randepithel und dem Boden der Einsenkung entstehende ringförmige Graben zu einem tiefen Spalt, einer engen, den Boden der ursprünglichen Einsenkung umgebenden Tasche, die sich in der Weise einstülpt, dass sie sich mehr und mehr unter der Einsenkung zusammenwölbt und diese nach innen abschliesst. Jedoch auch diese Einstülpung findet nicht gleichmässig von allen Seiten statt, sondern vorherrschend von der ventralen Seite des Auges her, also in gerade entgegengesetzter Richtung zu der stärksten Ueberwachsung, und zwar in so hohem Grade einseitig, dass diese Einstülpung oft die ganze zukünftige Retina vom ventralen bis zum dorsalen Rande unterwölbt, während in dorso ventraler Richtung nur eine geringe Zellenmasse ihr entgegenwächst. Demnach fällt die oben erwähnte Sagittalebene des Auges mit den Hauptrichtungen des epithelialen Wachstums zusammen. Auch hier ist von rechts und links her die Ausbildung dieses Gewebes eine gleichmässige, so dass man auf frontalen Schnitten eine nahezu symmetrische Ansicht des Auges bekommen muss.

Die in der angegebenen Weise nach innen vordringende Einstülpung schliesst sich am Grunde des Auges, soweit dies der dort eintretende und sich mit der darüber liegenden Retina verbindende Nervenstrang (Nervenbündel) gestattet, von allen Seiten zusammen. Aus den beiden Zellenschichten dieser das Auge unterwölbenden Ein-

stülpung entstehen das Tapetum und die postretinale Membran, jenes aus der äussern, diese aus der innern Schicht.

Inzwischen haben die Zellen des ursprünglichen Einsenkungsgebiets an ihren innern Enden die Stäbchen ausgebildet. Diese Zellen bilden eine convexe Schicht, d. h. der Boden der Einsenkung liegt am Rande tiefer als in der Mitte, und somit liegen auch die Enden der von hinten an sie herantretenden Nerven in einer convexen Fläche. Bis zur endgültigen Ausbildung des Auges findet dann noch eine oft ziemlich beträchtliche Einbuchtung der Retina in der Richtung der Augenaxe statt, so dass ihre Oberfläche aus der convexen Krümmung durch eine ebene Lage hindurch schliesslich zur concaven übergeht.

Ich werde nun versuchen, die hier zur Darstellung gebrachte Ansicht von der Entwicklung des Nebenauges aus meinen Präparaten zu begründen. — Leider war es mir aus Mangel an geeignetem Material nicht möglich, die frühesten Entwicklungsstadien dieser Augen zu untersuchen, daher stützen sich meine Angaben nur auf die Befunde an spätern Stadien und beim ausgebildeten Thier. Jedoch sei es mir gestattet, zur Ergänzung meiner Angaben an dieser Stelle auf die Figuren hinzuweisen, die MARK und KISHINOUE von frühern Entwicklungsstadien gegeben haben und die mir mit grosser Bestimmtheit für meine Auffassung zu sprechen scheinen.

Die instructivsten Schnitte für das Studium der besprochenen Verhältnisse sind sagittale, weil, wie gesagt, mit der Sagittalebene des Körpers bei den Augen der zweiten Reihe die oben erwähnte Hauptrichtung des epithelialen Wachstums zusammenfällt.

Ich muss vorausschicken, dass für die Beurtheilung der ziemlich complicirten Entwicklung dieser Augen zunächst nur diejenigen Schnitte in Betracht gezogen werden sollen, welche nahezu durch die Mitte des Auges gehen. Seitliche Schnitte führen sehr leicht zu falschen Auffassungen, da sie die verschiedenen Zellenschichten nicht senkrecht, sondern schräg oder zum Theil parallel zu ihrer Verlaufsrichtung treffen.

Ich werde aus diesen Schnitten im Folgenden zu begründen suchen:

- 1) die Entwicklung des Glaskörpers,
- 2) die Entwicklung des postretinalen Gewebes,
- 3) die Entwicklung der Retina im Zusammenhang mit der Nervenmasse.

1) Glaskörper. Was zunächst die vitreogene, den Glaskörper bildende Zellenmasse betrifft, so erscheint sie auf Sagittalschnitten

durch jüngere Stadien als eine Gruppe von Zellen mit lang gestreckten Kernen, die sich an der dorsalen Grenze der retinogenen — die Retina ausbildenden — Zellenlage über diese gleichsam hinausdrängen. Später (Fig. 14, 15) bedecken diese lang gestreckten, der Körperoberfläche parallel liegenden Kerne die retinogene Zellenmasse bis zu ihrem ventralen Ende und liegen ihr dicht auf.

Bei weitem nicht immer lassen sich in dieser Zellenmasse zwei über einander liegende Schichten unterscheiden. Jedoch sieht man oft an ihrem dorsalen Ende die innern Zellen von dem Epithel des Körpers abbiegen und sich an das dorsale Ende der zukünftigen Retina anschliessen (Fig. 14). Später wird diese Verbindung durchbrochen, und der Glaskörper erscheint dann als eine gesonderte Zellenlage (Fig. 15). — Die Trennung der Retina- und Glaskörperzellen am ventralen Ende ist auf medianen Schnitten gewöhnlich sehr deutlich (Fig. 15 A und B, 16), auch lassen sich an diesem Ende die lang gestreckten vitreogenen Kerne weit besser von den runden retinogenen unterscheiden als an dem andern. — Den dorsal über die Retina vordringenden vitreogenen Zellen wächst von der andern, ventralen Seite der Augeneinsenkung her das Epithel in nur unbedeutendem Maasse entgegen, so dass es nur die weiterhin zu besprechende basale Einstülpung des Auges überdeckt und die letzte spaltförmige Oeffnung verschliesst (Fig. 14).

Erst ziemlich spät erscheint auf Sagittalschnitten vor der retinogenen Zellenmasse der Durchschnitt der vitreogenen Schicht als eine einfache, ununterbrochene Zellenreihe. Zunächst besitzt der Glaskörper noch seine geringste Dicke in der Mitte des Auges, weil sich dort die Retina am stärksten gegen die Körperoberfläche vorwölbt. Er umgreift dann, den Raum zwischen der Körperoberfläche und der Retina ausfüllend, die letztere mit seinen seitlichen Partien (Fig. 17). Erst später, wenn die Retina aus der convexen in die concave Wölbung übergegangen ist, erreicht er, wie im ausgebildeten Auge, seine grösste Breite in der Mitte und geht, seitlich sich verschmälernd, allmählich in die Epidermis über. Da bei Frontalansichten naturgemäss die vitreogenen Zellen an beiden Seiten in die hintere, die retinogenen in die vordere Wand der basalen, das Auge unterwölbenden Einstülpung übergehen, so entsteht zwischen ihnen ein beiderseits nach innen geschweiffter Spalt (Fig. 17), der als Querschnitt durch den Spaltraum anzusehen ist, welcher sich in Folge der beschriebenen Entwicklungsvorgänge zwischen vitreogener und retino-

gener Schicht einerseits und den beiden Basalschichten andererseits gebildet hat.

2) *Postretinales Gewebe*. — Die oben erwähnte tiefe Einfaltung, aus deren Wänden die beiden basal das Auge unterwölbenden Zellschichten entstehen, ist auf Sagittalschnitten gewöhnlich sehr deutlich im Längsschnitt zu erkennen. Am ventralen Ende der vitreogenen Zellenreihe sieht man noch in ziemlich späten Stadien deutlich den Spalt, welcher in das Innere des Auges führt und die innerste Zellenreihe ganz scharf von allem übrigen Gewebe abschliesst (Fig. 15). Dieser tiefe, um den Grund des Auges herum verlaufende Spalt dringt auf mehr seitlichen Schnitten oft deutlich erkennbar bis zu dem entgegengesetzten (dorsalen) Ende der Retina vor (Fig. 16). Bei medianen Schnitten wird jedoch die Mitte des Augengrundes durch das Bündel der Nervenfasern eingenommen, die von hier aus nach innen in einem gleichmässigen Strang zum Gehirn verlaufen, nach aussen fächerförmig aus einander tretend sich mit der Retina verbinden. In Folge dessen können die den besprochenen Spalt einschliessenden Zellenreihen nur bis gegen die Mitte des Augengrundes vordringen (Fig. 14, 15). Das so plötzlich zu einem einfachen Strang zusammengedrückte Nervenbündel macht durchaus den Eindruck, als sei es durch das von allen Seiten her anwachsende Gewebe eingeengt worden, und in der That lassen die Schnitte auch oft mit grosser Deutlichkeit erkennen, dass die beiden, hinter Retina und Nervenfaserschicht liegenden Zellschichten dort, wo das Nervenbündel in das Auge eintritt, in einander übergehen und damit das Vorhandensein einer hier abgeschlossenen Tasche beweisen. Von jenseits des Nervenstrangs, d. h. von der Dorsalseite her, tritt dieser Einfaltung eine schmale Zellengruppe entgegen, in der sich jedoch seltener zwei Schichten und der in den Raum zwischen Retina und Glaskörper einleitende Spalt erkennen lassen (Fig. 14). — Ganz entsprechende Verhältnisse zeigen auch frontale Schnitte, auf denen gewöhnlich von der Medianebene des Körpers, also von der medialen Seite des Auges her, das Zellenmaterial etwas weniger stark gegen das Nervenbündel vordringt als von der Aussenseite (Fig. 17).

Was die Verwendung der beiden besprochenen Zellschichten betrifft, so dürfte es wohl kaum zweifelhaft sein, dass die hintere von beiden zum Bildungsherd — zur Matrix — der postretinalen Membran wird, wie das auch von MARK angenommen worden ist. Im ausgebildeten Auge fehlt bekanntlich diese Zellschicht vollständig, und an ihrer Stelle liegt die kernlose postretinale Membran. Das be-

ginnende Verschwinden der Zellen sieht man auf ältern Entwicklungsstadien durch eine undeutlich braune Färbung der Kerne und ihr indifferentes Verhalten gegen Farbstoffe angedeutet. — Was die vermuthliche Umbildung der andern Schicht zum Tapetum betrifft, so werde ich später, bei der Besprechung von Retina und Nervenbündel, darauf zurückkommen.

3) Retina und Nervenfaserschicht. — Diejenige Zellschicht, aus der sich später die Retina bildet, erleidet während der Entwicklung des Auges nur äusserst geringe Lageveränderungen. Ich glaube, dieser Umstand ist nicht unwesentlich, da bei der Annahme starker Umlagerungen der betreffenden Zellschicht während der phylogenetischen Entwicklung — so z. B. bei der Auffassung, die dem Schema MARK's zu Grunde liegt — die bedeutende Schwierigkeit entsteht, zu erklären, wie die Thiere die Fähigkeit des Sehens während der Periode behalten konnten, in welcher die Stäbchen nicht, wie vor und nach der Umlagerung, dem Licht zugewandt, sondern in einem Winkel zur Einfallsrichtung der Lichtstrahlen gestellt waren. Nach den Bildern, welche meine Präparate liefern, entsteht in der ontogenetischen Entwicklung die Retina durch Verdickung der betreffenden, etwas eingesenkten Epithelstelle und verändert sich bis zur Vollendung des ausgebildeten Auges nur noch in so fern, als sie aus der ursprünglich convexen Krümmung (Fig. 14, 17) zu der spätern concaven übergeht. Naturgemäss muss während des Uebergangs aus der ursprünglichen in die definitive Lage der Retina ein Stadium auftreten, in welchem die retinogene Schicht völlig in einer Ebene liegt (Fig. 4). Wie ich schon oben bemerkte, gestattet das Auge dann, Schnitte senkrecht zur Augenaxe zu führen, welche die Retina in ihrer ganzen Ausdehnung treffen.

Schliesslich möchte ich noch auf die gegenseitigen Beziehungen eingehen, welche zwischen Retina, Tapetum und Nervenfaserschicht bestehen und die mir ebenfalls für meine oben dargelegte Ansicht zu sprechen scheinen. — Ueber den Bau des Tapetums und die eigenthümliche Stellung der Stäbchen auf demselben habe ich bereits oben gesprochen. Demnach ist die Anordnung der Stäbchen eine derartige, dass auf Querschnitten durch den hintern Theil der Retinaschicht sehr deutlich das Bild einer Perlschnur erscheint, die in der Weise eng zusammengelegt ist, dass sie eine unregelmässige, etwas in die Länge gezogene rosettenförmige Figur bildet. Die einzelnen Schleifen, welche diese Rosette zusammensetzen, entstehen dadurch, dass die Reihen, in welchen die Stäbchen eng an einander gefügt sind, ab-

wechselnd am centralen und am peripheren Ende in einander übergehen; sie sind auf frühern Entwicklungsstadien locker angeordnet und erscheinen erst im ausgebildeten Auge dicht gedrängt und sehr zahlreich. Somit bilden die Stäbchen ein einziges, in sich zurücklaufendes, complicirtes Zickzackband, welches einen in lauter enge Sackgassen zergliederten Raum umschliesst.

Diesen Raum nehmen die Nervenfasern ein, welche vom Grunde des Auges durch das Tapetum und die Schicht der Stäbchen hindurch ihren Weg zu den kernführenden Theilen der Retinazellen nehmen. Genau wie zwischen den Stäbchenreihen bleibt auch zwischen den Streifen des Tapetums eine einzige, ringsum abgeschlossene Oeffnung für den Durchtritt der Nervenfasern frei, die sich aus der einen Längspalte und den zahlreichen Querspaltten zusammensetzt. — Der Zwischenraum zwischen je zwei Stäbchenreihen, die am peripheren Ende in einander übergehen, gehört gemäss dem Vorhergehenden dem innern, rings umschlossenen Raum an. Jedem solchen Zwischenraum entspricht eine der oben beschriebenen Spalten des Tapetums, durch welche die Nervenfasern in den vordern Theil des Auges eintreten (Fig. 7, 8). Zwischen je zwei solchen Spalten liegt ein breiter Streifen des Tapetums, welcher in Folge dessen zwei Stäbchenreihen tragen muss, deren Uebergang in einander am centralen Ende stattfinden muss (Fig. 9).

Das Charakterisirende dieses Aufbaues von Tapetum und Stäbchenschicht ist nun meiner Meinung nach der Umstand, dass die Nervenfasern dauernd von der Mitte und vom Grunde her in den Augensbulbus eintreten und nicht etwa, wie es für die Anschauung MARK's ein nothwendiges Postulat war, ursprünglich von der Seite her und dorsal, später erst in Folge einer Verlagerung von hinten, d. h. vom Grunde des Auges aus. Wenn man sich nämlich die Entwicklungsvorgänge in der Weise vorstellt, wie ich sie beschrieben habe, so bleibt noch zu erklären, wie aus einer ursprünglich am Grunde des Auges und durch die Nervenfaserschicht von der Retina getrennten Schicht das Tapetum zwischen Retina und Nervenfaserschicht entstehen konnte. Leider ist es mir nicht möglich, hierüber bestimmte Angaben zu machen. Zwar habe ich mehrfach Präparate zu untersuchen Gelegenheit gehabt, in denen sich innerhalb der Nervenfaserschicht Streifen erkennen liessen, die senkrecht oder etwas schräg zu den Fasern verliefen (Fig. 14), doch weiss ich nicht, ob ich berechtigt bin, hieraus auf eine allmähliche Hebung der tapetogenen Schicht zu

schliessen. Jedoch scheinen mir theoretische Erwägungen auf eine derartige Annahme hinzuleiten.

Denkt man sich nämlich die Nervenfasern, welche von dem lichtempfindlichen Theil des Epithels frei nach dem Gehirn verliefen, durch allmähliches Vorwachsen von Zellenpartien mehr und mehr eingeschnürt und auf einen geringen Raum beschränkt, so erhält man das auch thatsächlich in den Präparaten häufig wiederkehrende Bild eines von der Mitte des Augengrundes nach dem Grunde der Retinaschicht fächerförmig aus einander tretenden Faserbündels. Denkt man sich nun die hintere der beiden erwähnten Basalschichten in ihrer ursprünglichen Lage verharren und die postretinale Membran ausbilden, die vordere aber, die ich als tapetogene Schicht ansehe, in die Nervenmasse emporrücken, so dürfte es nicht allzu willkürlich sein, sich vorzustellen, dass die Zerschlitzung des Tapetums unter dem Einfluss der ihm Widerstand leistenden Nervenfasern stattfindet, ohne dass ich deswegen die Vorstellung einer grob mechanischen Zerschneidung dieser Schicht befürworten wollte.

Die Hauptrichtung der Zerschlitzung des Tapetums steht senkrecht zu dem oben erwähnten Längsspalt desselben und zugleich auch senkrecht zu der Hauptrichtung des epithelialen Wachstums während der Entwicklung des Auges. Daraus folgt, dass bei der oben erwähnten nusschalenförmigen Gestalt des Tapetums, dessen Wölbung Anfangs noch viel stärker ist als später, die Richtung der stärksten Krümmung mit der Hauptrichtung der Streifenbildung übereinstimmt. Findet nun wirklich, wie ich annehme, eine Hebung der tapetogenen Schicht statt, so müsste diese am stärksten sein in der Richtung stärkster Krümmung, und dieser Umstand wäre vielleicht als Ursache dafür anzusehen, dass die Streifenbildung vorwiegend in dieser Richtung stattfindet.

Gegenüber der Art und Weise der Nebenaugenentwicklung, wie ich sie hier angegeben habe, ist die von MARK in seinem oben erwähnten Schema zur Darstellung gebrachte verhältnissmässig einfach. Aber trotzdem scheinen mir meine Präparate mit grosser Bestimmtheit für ihre Unhaltbarkeit zu sprechen. Es sind hauptsächlich drei Eigenthümlichkeiten, die in den Schnittbildern aller Entwicklungsstadien regelmässig wiederkehren und die mir mit der Auffassung MARK's unvereinbar zu sein scheinen:

1) dass die Masse der vitreogenen Zellen an ihrem ventralen Ende nicht in die der retinogenen übergeht, sondern scharf von ihr

getrennt erscheint, während sie sich häufig am dorsalen Ende mit dieser verbindet;

2) dass die hinter der Retina gelegenen Zellen sich nicht in einer, sondern in zwei Reihen anordnen;

3) dass die Nervenfasern stets nur vom Augengrunde, zwischen Retina und postretinalem Gewebe eintreten, nie von der dorsalen Seite her, zwischen Retina und Glaskörperzellen.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1) In beiden Augentypen verbinden sich die Nervenfasern mit den kernführenden Enden der Retinazellen, während die stäbchenführenden Enden frei sind.

2) In beiden Augentypen entstehen die Stäbchen am ursprünglich dem Licht abgewandten innern Ende der Epidermiszellen.

3) In den Hauptaugen kommen die Stäbchen in Folge einer Inversion der Retina vor die Zellkerne zu liegen.

4) In den Nebenaugen erleidet das die Retina ausbildende Epithel nur eine schwache Einsenkung. Daher liegen die Stäbchen hier dauernd hinter den Kernen der zugehörigen Sehzellen.

Literaturverzeichniss.

- BERTKAU, PH., Beiträge zur Kenntniss der Sinnesorgane der Spinnen in: Arch. mikr. Anat., V. 27, 1886.
- GRABER, V., Ueber das unioorneale Tracheaten- und speciell das Arachniden- und Myriapodenaugen, *ibid.* V. 17, 1879.
- GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden etc., Göttingen 1879.
- KISHINOUE, On the development of Araneina, in: J. Coll. Sc. Univ. Tokyo, Japan, V. 4, Part 1, 1891.
- KORSCHULT, E. und HEIDER, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. Heft 2, Jena 1892.
- LOCY, W., Observations on the development of Agelena naevia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge, V. 12, No. 3, 1886.
- MARK, E. L., Simple eyes in Arthropods, *ibid.* V. 13, No. 3, 1887.
- PURCELL, Ueber den Bau der Phalangidenaugen, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894.
- SIMON, E., Les Arachnides de France, V. 7, Paris 1879.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>ct</i> Cuticula,	<i>p.r.m</i> Postretinale Membran,
<i>e</i> Epidermis,	<i>q.sp</i> Querspalten des Tapetums,
<i>gl</i> Glaskörper,	<i>r</i> Retina,
<i>gl.k</i> Glaskörperkerne,	<i>r.k</i> Retinakerne,
<i>l</i> Linse,	<i>r.z</i> Retinazellen,
<i>l.sp</i> Längsspalte des Tapetums,	<i>st</i> Stäbchen,
<i>m</i> Muskeln,	<i>st.r</i> Stäbchenreihen,
<i>n.f</i> Nervenfasern,	<i>tp</i> Tapetum,
<i>n.o</i> Nervus opticus,	<i>tp.str</i> Tapetumstreifen.
<i>p</i> Pigment,	

Die Bezeichnungen *gl*, *p.r.m*, *r*, *st*, *st.r*, *tp* beziehen sich zugleich auch auf die embryonalen Anlagen der betreffenden Gewebe.

Tafel 26.

Fig. 1. Hauptauge von *Tarantula sp.* Längsschnitt, etwas schematisirt.

Fig. 2. Hauptauge eines Drassiden während der Häutung. Längsschnitt. *l'* Anlage der neuen Linse.

Fig. 3. Hauptauge von *Lycosa sp.* Jüngerer Entwicklungsstadium. Längsschnitt.

Fig. 4. Hauptauge (B) und Nebenauge (A) von *Lycosa sp.* Späteres Entwicklungsstadium. Längsschnitt. Nebenauge etwas schief getroffen.

Fig. 5. Nebenauge von *Attus sp.* Querschnitt auf der Höhe der Stäbchenschicht.

Fig. 6. Nebenauge von *Lycosa meridiana*. Sehr dicker Längsschnitt durch die Retina.

Fig. 7. Nebenauge von *Lycosa meridiana*. Sehr dicker Längsschnitt durch die seitlichen Gewebstheile. Wegen der Krümmung der Schichten sind die Stäbchen senkrecht durchschnitten.

Fig. 8. Nebenaugen von *Lycosa meridiana*. Etwas schiefer und sehr dicker Querschnitt durch Retina und Nervenfaserschicht.

Fig. 9. Nebenaugen von *Lycosa meridiana*. Dicker Querschnitt durch die mittlern Theile von Stäbchenschicht und Tapetum.

Fig. 10. Nebenaugen von *Tarantula aculeata*. Längsschnitt durch die Retina.

Fig. 11. Nebenaugen von *Tarantula sp.* Längsschnitt durch die Stäbchen- und Nervenfaserschicht. Tapetum durch das Conservierungsmittel zerstört.

Fig. 12. Nebenaugen eines Lycosiden. Querschnitt durch die Stäbchenschicht.

Fig. 13. Nebenaugen von *Lycosa hortensis*. Zwei macerirte Stäbchen.

Fig. 14. Nebenaugen von *Lycosa sp.* Jüngeres Entwicklungsstadium. Längsschnitt.

Fig. 15. Zwei Nebenaugen von *Lycosa sp.* Entwicklungsstadien, A aus der zweiten, B aus der ersten Augenreihe. Längsschnitt.

Fig. 16. Nebenaugen von *Lycosa sp.* Mittleres Entwicklungsstadium. Seitlicher Längsschnitt.

Fig. 17. Zwei Nebenaugen (dritte Augenreihe) eines Lycosiden. Entwicklungsstadium. Längsschnitt.

Fig. 18. Nebenaugen der dritten Augenreihe eines Lycosiden (vergl. Fig. 17). Entwicklungsstadium. Schief geschnitten.

Fig. 19. Schema zur Entwicklung der Hauptaugen (vergl. Fig. 21 A).

Fig. 20. Schema zu Entwicklung der Nebenaugen (vergl. Fig. 21 B).

Fig. 21. Schema von Hauptauge (A) und Nebenaugen (B) einer erwachsenen Spinne. Entworfen im Anschluss an KORSCHOLT u. HEIDER's fig. 380 (s. Literaturverzeichniss).

Contributions to the Anatomy and Histology of *Thalassema neptuni* Gaertner.

By

H. Lyster Jameson B. A. (Dublin).

(From the Zoological Institute of Heidelberg University.)

With Plates 28—30 and 1 Figure in text.

The investigations that have resulted in this paper were conducted by me in the Zoological Institute of the University of Heidelberg during the winter-semester 1897—98, and the summer-semester 1898. My original object was to make an anatomical and systematic survey of several collections and consignments of Gephyrea that had been placed in my hands for that purpose, but in the course of my systematic work I was led aside by the fact that our common European *Thalassema neptuni* presented many structural characters that appeared to be still undescribed. Accordingly I undertook a somewhat more detailed investigation of the anatomy and histology of some of the organs in this worm, postponing my more purely systematic studies for another occasion. These I hope shortly to continue.

At the outset I must express my sincerest thanks to my esteemed teacher Professor BÜTSCHLI for his ever ready assistance and inspiring advice, and for the friendly manner in which the apparatus and material belonging to the Institute were placed at my disposal; and to Professor A. SCHUBERG for his generous and valuable help and counsel.

I must also record my debt of gratitude to my friend and former chief Dr. R. F. SCHARFF, of the Science and Art Museum, Dublin, by whose advice I was led to come to Heidelberg to continue my zoological studies.

Material. The examples of *Thalassema neptuni* that I have examined were sent to me from the Plymouth Marine Biological Laboratory by Mr. E. J. ALLEN, the director. The various consignments that I received from Mr. ALLEN included large and small individuals preserved, some in alcohol, some in corrosive sublimate (8 hrs; transferred to 70% Alcohol), and some in KLEINENBERG's picrosulphuric acid, (36 hrs, transferred to 70% Alcohol). I had also some chromic acid material from Plymouth, while Dr. R. F. SCHARFF provided me with a number of large examples from Valentia, Ireland, preserved, some in alcohol, some in formol, and one in FLEMMING's fluid. Many of the specimens from both localities were of considerable size, the body varying in well grown individuals from 25—40 mm in length and the proboscis from 16—30.

I regret that it was not until after this paper had been sent in for publication that I had an opportunity of studying living material, during a couple of days that I spent in Plymouth. I have no doubt that a careful study of the material which I preserved while I was there will throw more light on some of the obscure points. At Plymouth *Thalassema neptuni* is usually found in the holes made by the bivalve *Saxicava* in the limestone rocks; I also dredged two small examples in *Turritella* shells, together with numerous specimens of the Sipunculoid *Phascolion strombi*, in 23 fathoms, outside Plymouth harbour. So far as I am aware the habit of living in dead Gastropod shells has not been observed in the Echiuroids before.

I have nothing new to add concerning the external characters of this worm.

I. Body Integument.

The body wall of *Thalassema neptuni* consists of an epidermis with its cuticle, a cutis, an outer layer of circular muscle fibres, a layer of longitudinal muscles, an inner layer of oblique muscles, and finally the peritoneal lining of the spacious body cavity.

On examination with the naked eye or with a lens the skin is seen to be papillated; the papillae are as a rule irregular in form, elongated in the transverse axis of the body and most highly developed posteriorly. They are smallest about the middle of the body.

The cuticle (Figs. 1, 2 *cu*; Fig. 2a) is continuous over the whole body wall, and is pierced only by the openings of the glands, the hair-like processes of the sense organs, and the cilia. In section it measures 0,003 to 0,005 mm in thickness, but is somewhat thinner

on the proboscis, as also in the intervals between the papillae on the body. It stains deeply with Bismarck brown, but is best seen in preparations treated with crude pyroligneous acid (24 hrs), and osmic acid (24 hrs). In the cuticle the following strata can be distinguished: 1) a deeply staining and highly refractive outer layer which in sections appears as a dark border (Fig. 2a *cu'*); 2) a clearer, slightly granular layer, which at times shows a faintly reticular structure in section (Fig. 2a *cu*); and 3) an alveolar layer which measures about $\frac{1}{4}$ of the total thickness of the cuticle, and connects it with the epidermal cells (Figs. 1, 2, 2a and 6 *al*). This layer, which may be regarded as a transition from the protoplasm of the epidermal cells to the cuticle consists of a single stratum of vacuoles bounded externally by the cuticle and internally by the protoplasm of the epidermal cells. Over the "clear cells", to be mentioned below, the alveoli sometimes appear somewhat larger, and the cuticle often shows a tendency to become thinner. This stratum appears on surface section highly vacuolated. The middle layer of the cuticle is also by no means structureless as sometimes stated; a finely reticular structure being plainly visible in surface sections and macerated preparations, when examined under a high magnifying power (Fig. 3). The meshwork of this reticulum shows a marked tendency to form a system of regularly intercrossing lines (Fig. 3). This is comparable to the well known structure of the cuticle in earthworms; and to that described by ANDREAE in *Sipunculus* (1, p. 207), where the meshes are likewise not absolutely regular. Such a structure has also been described in other Sipunculoids (*Phascolosoma*, BÜTSCHLI, *Phaseolion*; THÉEL). On the proboscis, and more rarely on the body wall the outer surface of the cuticle is seen to be divided up into little quadrangular fields; this curious marking is superficial and has no apparent relation to underlying structures. The ducts of the great unicellular glands open between the polygonal outlines of the epidermal cells (Fig. 4); they are very narrow as a rule, and generally show a slightly funnel-shaped outer opening. The cuticle resembles that of other worms in its ready solubility in boiling caustic potash.

The epidermis (Figs. 1, 2, 5, 6) consists of an epithelium which is much modified by the functional differentiation of its cells. It is ciliated only on the ventral surface of the proboscis. We may recognise at least four kinds of cells: 1) typical cylindrical epithelial cells (*ep. c*) the outer ends of which form the pavement on surface view (Fig. 4), and which alone seem to enter into a close connexion with the cuticle; 2) clear

cells (*c. c*) lying between these; 3) large unicellular skin-glands, chiefly distributed on the summits of the papillae and on the proboscis (Figs. 2 and 5 *gl*), and 4) sense organs (Fig. 6). Owing to the reduction of the papillae on the proboscis, the first, second and third types of cell are here fairly equally distributed, but on the body itself this is not the case. In the grooves and furrows between the papillae of the body the two first types alone are represented. We have in such places a fairly typical Annelid epidermis showing an alternation of deeply and faintly staining cells (Fig. 1), which may be compared to the "Fadenzellen" and "Plasmazellen" of the *Capitellidae*, as described by EISIG (4).

On the papillae themselves (Fig. 2) the nature of the epidermis is very different, owing to the enormous development of the great gland cells. These latter occur in such numbers as to greatly distort the whole epithelium in many places, and my observations, although I have devoted much time to the study of these papillae, go but a part of the way towards the complete elucidation of their structure. The "Fadenzellen" (*ep. c*) are here very much drawn out between the gland cells, giving in many places an appearance of sensory organs in connexion with underlying tissues.

This appearance of sense organs is, I believe, in great part deceptive, being comparable to the instance described by WARD (19), in *Sipunculus*, where he holds that a similar state of affairs has resulted in the description of such sense organs. WARD says (p. 149): "Often when these cells are crowded and distorted by near-lying glands one is inclined to believe in an actual continuity of cell and fibre which cannot be demonstrated, and which, so far as I could find, is not present in less confused regions."

I believe that in great part the connexion of the epithelial cells with a "réseau ganglionnaire" described by RIETSCH (12) is referable to such a distortion of the epidermis. To this matter I will return later. At the same time we must allow for the possibility of such a connexion existing in a limited degree. Although the majority of the sense organs that I found occurred on the proboscis, I believe that I have more than once seen such structures on the body papillae, but the compression and distortion of the tissues did not allow me to be certain of their relations.

In many places, also, there are intercellular spaces between the "Fadenzellen" probably due to the methods of preservation employed. These spaces are not always easy to distinguish from "Plasmazellen"

or clear cells, so that in this point one may be led into error.

1) The typical epidermal cells (Fig. 1, 2, 5, 6 *ep. c*), cylindrical cells, or "Fadenzellen". At their insertion on the cuticle these cells form a very typical mosaic-like structure (Fig. 4), being irregularly polygonal in surface section, with margins which are apposed except where the glands open out between them. But immediately we examine horizontal sections a short distance below the cuticle they lose their simple relations. In such sections we find that they form a reticulum, in the meshes of which lie the gland cells, clear cells, and a number of intercellular spaces (Fig. 5). The deeper we follow the "Fadenzellen" the smaller they become in relation to the other elements so that on longitudinal or transverse sections of the papillae they appear almost thread-like in their basal parts.

Below the level of their nuclei they end in root-like processes which are connected with one another, or bury themselves in the subjacent cutis. This is a very typical form of epidermal cell among the Annelids in general. I have in no case been able to determine the presence of a direct connexion between these cells and fibres of connective tissue or nervous origin such as GREEFF (6), and RIETSCH (12) describe.

GREEFF's description refers to *Echiurus pallasii*. He speaks of these cells as "Cylinderzellen, die mit äussern, abgestumpften Endflächen mosaikartig an einander grenzen und, nach innen sich zuspitzend, in ein fadenförmiges Ende auslaufen, das an einigen Stellen der Haut, namentlich an den später zu beschreibenden Hautpapillen, direct in das Bindegewebs- und Nervenfadennetz der folgenden Schicht überzugehen scheint" (p. 43). RIETSCH's account is very much more full. He describes what he believes to be a "réseau ganglionnaire" which is composed of "cellules ganglionnaires anastomosées entre elles"; this "réseau", sends distal processes, which connect with the epidermal cells, and proximal processes, which in *Bonellia minor* he has not been able to trace to nerves, although he says it is easy in *Thalassema neptuni* to see this connexion. I believe, as I have stated above, that this appearance is due to the distortion and compression of the tissues owing to the immense development of the gland cells. I have myself very often seen a structure that one could interpret as a "réseau ganglionnaire" comparable to RIETSCH's figure (12, tab. 17, fig. 2), but in all cases it was due to the root-like processes of the epidermal cells themselves being somewhat tangentially cut. The object of such

a rich ganglionic supply to the skin in an animal of so sluggish habits would be difficult to imagine.

The protoplasm of these "Fadenzellen" appears striated under high magnification. This is due to the arrangement of the alveoli in rows perpendicular to the cuticle in the distal parts of the cells. The nuclei (*ep.n*) vary considerably in position in different parts of the body, and in different cells; they lie, however, most usually somewhat nearer to the basal ends of the cells. They are ovate or fusiform and contain one or more deeply staining refractive bodies. They stain more lightly than those of the great gland cells, but more deeply than those of the clear cells. On the ventral surface of the proboscis these "Fadenzellen" are ciliated.

2) The clear cells (Figs. 1, 2, 5 and 6 *c.c*) which lie between the "Fadenzellen" are shorter than the latter, and occupy the spaces between their outer ends, the root-like basal processes of the "Fadenzellen" separating them from the underlying tissues. Many of them open out through pores in the cuticle, which leads me to believe that they are glandular in nature. Possibly they may have some relation to the great unicellular glands. I cannot always determine the presence of a pore, but when such a structure is not present the cuticle is often thinner over the cell than elsewhere. They are of oval or pear-shaped outline in longitudinal section, the narrower end being directed outwards, i. e. towards the cuticle. Their contents are hyaline, not staining deeply, and chiefly restricted to the inner ends where the nucleus lies (*c.n*). The nuclei are generally larger and not so deeply staining as those of the "Fadenzellen". On the proboscis these clear cells are very much shorter than the "Fadenzellen" and lie more regularly between them. Their basal ends lie as a rule more in the same plane than in the body integument and these facts, coupled with the presence of muscle fibres between the basal ends of the Fadenzellen, first found by RIETSCH in *Bonellia* and observed by me in *Thalassema*, not unfrequently gives the appearance of a kind of basal membrane which however does not exist. As to the nature of these clear cells I am by no means certain. The frequent presence of an external opening leads me to think that they are of a glandular nature. They are not unlike the clear cells in the epidermis of the male of *Bonellia* described by SPENGEL (16, p. 400, 401, tab. 12), and suggest also the "Plasmazellen" of *Capitellidae*. Such cells are not uncommon in the epidermis of worms, as a reference to the histological literature of the group has convinced me. The gland cells in the epidermis of *Ophryotrocha puerilis* described by KORSCHOLT (10) are suggestive of such a

condition. The frequent existence of intercellular spaces due to imperfect preservation of the epidermis makes the interpretation of these clear cells still more difficult.

3) The great unicellular glands, Figs. 2, 5 and 6, are situated on the papillae, on the surfaces of which they open in irregular groups, piercing the cuticle as already described (Figs. 2, 2a and 4). They are pear-shaped or flask-shaped with an attenuated neck and a swollen body which projects into the underlying cutis. In the body wall they often extend as far as the inner limit of the cutis, while in the proboscis they are actually embedded in the musculature. These gland cells form the greater part of the substance of the fleshy papillae of the skin. On the proboscis they present in general the same structure as on the body, but are smaller and are not collected into special groups. The nuclei of these glands stain more deeply than those of the epidermal cells; they are more regular in form, being generally spherical or slightly ovate and more highly opaque; they possess a single dark refractive spot near their centres; their normal position is in the basal ends of the cells. I can nowhere detect the presence of more than one nucleus to a gland cell, although the fact that the more elongate nuclei of the epidermis and connective tissue are often closely apposed to their walls, owing to the compressed condition of the surrounding tissues, sometimes gives one at first the impression of such a condition. The nuclei are represented in Fig. 2 *gl.n.* The contents of these glands stain very differently in different cells and in different parts of the same cell, no doubt owing to differences in the degree of elaboration of the secretion. They stain deeply with most aniline dyes and with thyonin give the red colour characteristic of mucin. In preparations consecutively handled with osmic acid and pyroligneous acid we get a more or less clear reticular matrix containing a varying number of deep black granules (Fig. 2 *gr.*, Fig. 5). There is generally more or less undifferentiated protoplasm around the nucleus, which in osmium-pyroligneous preparations that have previously been stained in borax carmine retains its red colour.

4) The sense organs. These organs are chiefly to be recognised on the proboscis, although I have seen apparently similar structures more rarely on the papillae, which however, owing to the crowding of the gland cells, were less easy to interpret. On the proboscis they lie in considerable numbers along the lateral margins, more particularly at the distal end. They consist of groups of elongated

sensory cells, which are strikingly differentiated from the surrounding epidermis when stained by HEIDENHAIN'S iron-haematoxylin method (Fig. 6).

Each cell consists of a spindle-shaped body containing a large ovate nucleus, the structure of which is remarkably granular, and a process extending outwards and piercing the cuticle as a short stout hair which projects but a short way above its surface. To these sense organs nerves are given off from the lateral trunks of the proboscis, and occasionally fibres (Fig. 6 *gang.c*) can be seen disappearing among the inner swollen ends of the cells. One or more of the gland cells frequently lies in the neighbourhood of the sense organs, but these glands have no essential connexion with them. These sense organs resemble those of *Thalassema diaphanes* SLUITER (15, p. 245—246, tab. 3, fig. 4b) in the absence of associated glands, rather than the "becherförmige Sinnesorgane" of *Echiurus* described by SPENGEL (17).

The cutis (Fig. 1 and 2 *cu*). I have little to add to the observations of previous writers on this tissue. It is a hyaline faintly staining layer which lies under the epidermis and develops to considerable dimensions in the body wall. Its fine structure is fibrillar and it seems to be composed of stellate connective tissue cells with thread-like processes. In the interspaces between the papillae, where it is thinner than elsewhere, the fibrillae tend to adopt a parallel course, which may readily be mistaken on superficial observation for a nervous tissue. Genuine nerves however occur also imbedded in the cutis. The nuclei are mostly elongated in form, and do not stain very deeply in comparison to those of the epidermis. Internally the cutis goes over into the connective tissue matrix in which the muscles lie embedded. This can be much more plainly seen in the proboscis, where the muscles extend up between the root-like processes of the "Fadenzellen", and where the cutis as such has no real existence.

II. The Musculature of the Body Wall.

The musculature of the body wall consists of an outer layer of circular muscles, a layer of longitudinal muscles, and an inner layer of oblique muscles. The last are only slightly oblique, so that on superficial observation they might be easily interpreted as circular. Nevertheless they do not quite coincide in their direction with the outer circular fibres, but are inclined outwards and slightly backwards from the median ventral line, crossing in a confused manner in the

longitudinal muscular ridge which supports the nerve chord. They make with the circular fibres an angle of 20° to 25° .

The absolute and relative thickness of these three layers varies greatly in different regions of the body. They are thinnest about the middle of the body-length, thicker anteriorly, and thickest posteriorly. The layer of longitudinal muscles is, as one would expect, always the thickest. Here and there between the layers nerves can be seen, especially between the outer circular and the longitudinal layer, where delicate branches are visible in longitudinal sections of the body wall.

The individual muscle cells are embedded in a nucleated connective tissue matrix (Fig. 7 *c. t.*, *c. t. n.*), which is continuous with the cutis. The latter is in the proboscis only present as an enlarged intermuscular matrix, since the muscles extend up between the root-like bases of the epidermal cells. This connective tissue matrix is beautifully demonstrated in specimens stained in a watery solution of dahlia.

The muscle fibres, when isolated by maceration in 20% nitric acid, show as a rule a number of little connective tissue fibrillar languets, attached to the outer pellicle¹). I regard these as belonging to the connective tissue matrix, where they may well serve as a means of attachment between the muscle fibres and the surrounding connective tissue, or between the fibres themselves (Fig. 9 *l*). They are similar to the structures described by COLLIN (3, p. 481, fig. 6). I cannot believe that these structures are, as ROHDE (13, p. 176) suggests, produced by the tearing of the muscle fibres. They are always attached distinctly to the pellicle, and the fibres on which I have observed them show no trace of being injured. The same structure is often visible in longitudinal sections. The mechanical advantage of such a continuity between the elements of a contractile tissue, in producing a perfectly homogeneous contraction without having fixed points for the insertions of the fibres, is obvious.

I may here remark that in the intermuscular tissue of the proboscis I frequently found encysted Sporozoa.

In transverse sections the individual fibres are seen to consist of 1) an outer hyaline layer, the sarcolemma, better seen in macerated

1) BÜTSCHLI (2) applies the term Pellicula to the outer boundary of the Alveolarschicht i. e. the sarcolemma. He says, p. 331: "Die äusserste Grenzlamelle dieser Alveolarschicht ist, wie gewöhnlich, stärker färbbar und imponirt auch als etwas dickere Linie; wir dürften sie daher als Pellicula bezeichnen."

preparations (Fig. 9 s), 2) a cortical layer or "Rindenschicht" (Fig. 7), composed of the so called "contractile plates", staining deeply and presenting the well known radial arrangement, and 3) a central plasma, the "kerntragende Plasmatheil" (HESSE, 7, p. 46) lying sometimes completely enclosed by the contractile elements, sometimes projecting at one point and bearing an eccentrically lying nucleus (Figs. 7 and 8). I believe the sections which show the plasma completely surrounded by the contractile elements are sections of fibres at some distance from their centre, and that it is probably only in the region of the nucleus that the protoplasm forms a marked projection. This one sees more plainly in macerated preparations (Figs. 9 and 10). The same is also the case in *Ascaris*, where however the open part of the fibre is relatively much larger.

The nucleus is almost always, if not universally, peripheral in position as was found also by SPENGLER in *Echiurus* (17, tab. 24, fig. 24). The cortex is often so highly developed as to leave but a very small plasmatic space in the axis, and often it appears to obliterate the axial plasma altogether towards the ends of the fibres. Fig. 8 a, b, c, d show progressive stages of this obliteration. The fibres are never flattened into plate-like structures as in some Polychaets.

In longitudinal sections, and still better in macerated preparations, the fibres show a longitudinal striation. The striae which correspond to the "contractile elements" already seen in transverse sections are sometimes parallel to the long axis of the fibre (Fig. 9), sometimes spirally arranged around it (Fig. 10).

In such spirally striated fibres one can also see the striae belonging to the two sides of the fibre at the same time, which might easily lead to a conception of an intercrossing system of diagonal lines. Careful focussing however makes the real nature of this appearance obvious. The fibres taper off very gradually towards both ends. In a few small fibres seen in transverse section of the proboscis, which may be young muscle cells, the nucleus occupied a somewhat more central position (Fig. 8e).

The outermost hyaline layer or sarcolemma is bounded outwardly by a fine refractive membrane, comparable to the pellicula described by BÜTSCHLI in the muscle cells of *Ascaris* (2). In the sarcolemma I could not detect any structure. To the pellicula are attached the little languets referred to above, which probably bind the fibre to the surrounding tissues.

The nucleus, which lies in a slightly projecting mass of protoplasm over which the sarcolemma also extends, is highly granular and vacuolated in structure. The alveolar ladder-like structure of the cortical layer of these fibres was in some macerated preparations so very plain that I have figured it (Fig. 9); the preparation was stained with haematoxylin and eosin. On transverse sections occasionally a similar structure was visible.

The peritoneal lining of the body cavity is very firmly adherent to the musculature, where its attachment appears to be to the intermuscular connective tissue. It is, as is well known, composed of a layer of lenticular cells of somewhat polygonal outline in surface section. The nuclei are ovate, and do not stain deeply; the protoplasm also as a rule stains lightly in comparison to the adjoining tissues.

III. Digestive System.

The mouth lies at the base of the proboscis, the lateral margins of which meet but do not fuse ventrally. That is to say the under lip belongs to the body and not to the proboscis. From the mouth to the anus, which is, as in all Echiuroids, terminal, the alimentary canal forms a number of complicated twinings (Fig. 11), being slung to the body wall throughout its entire length by a dorsal mesentery, and for a short distance anteriorly and posteriorly by a ventral mesentery. These mesenteries will be considered later. The digestive tube can best be divided into 1) an anterior division or fore gut, the "intestin buccal" of RIETSCH (12) corresponding to the Pharynx, Oesophagus and Crop of SPENGEL (17), in which the longitudinal musculature, lies outside the circular musculature, 2) an intestine proper, with reversed musculature, characterized by the presence of the ciliated groove, and in part of its course by the collateral intestine, and 3) a short rectum. On the anterior division or fore-gut I recognise four distinct regions, a pharynx, oesophagus, gizzard and crop.

The oesophagus and gizzard together correspond to the oesophagus of *Echiurus*, a functional differentiation into glandular and muscular parts having in *Thalassema neptuni* led to a marked structural difference (Fig. 12 *oe* and *g*). I retain the word crop, applied by SPENGEL in *Echiurus*, for the very characteristic division immediately before the intestine (fig. 12 *cr*), in the absence of a better name. As I will demonstrate later on, this division presents histological characters which warrant us in attributing to it an active secretive function. The crop (*cr*) is separated from the intestine by a marked constriction.

Here it is that the alteration in the relations of the fibres takes place, here the ciliated groove first appears, and here in *Echiurus* and *Thalassema neptuni* the vascular ring embraces the digestive tube. Here also we find a sudden and very marked change in the nature of the epithelium. Owing to the constriction, in preserved specimens at any rate, the lumen is generally almost obliterated. For simplicity I shall adopt the name "pre-intestinal constriction" for this point, a term that has the advantage over such simple words as "Cardia" or "Pylorus" in that it is not so likely to be interpreted as possessing a morphological significance (Fig. 12, *p*).

The pharynx (Fig. 11 *ph*, Fig. 14) is the first division of the fore gut, extending for 4 or 5 mm from the mouth backwards. Posteriorly it goes over gradually into the oesophagus, from which to the naked eye it is indistinguishable except for its slightly dilated appearance. The mouth closes with a thickened bundle of circular muscles which forms a sphincter. The course of the pharynx is straight from the mouth backwards. As already remarked by RIETSCH it lacks the external longitudinal musculature of the remaining parts (Fig. 14). As we follow it back towards the oesophagus the longitudinal fibres begin to appear outside the circular ones, and are plainly visible about 5 mm behind the mouth. The circular musculature (Fig. 14 *c.m*) is fairly thick, measuring $\frac{1}{2}$ the thickness of the epithelium at times. The epithelium consists of short columnar ciliated cells with a few gland cells (*gl*). These glands become more numerous as we pass over into the oesophagus, in correlation with which the basal ends of the columnar cells become compressed and more thread-like. The epithelium may be more or less folded according to the degree of muscular contraction. It is needless to say that the outer surface of the pharynx like the remainder of the gut is covered with peritoneum.

The oesophagus (Figs. 11, 12 *oe*, Fig. 15), which is in preserved specimens about 25–30 mm long, forms a loop to the right returning dorsally upon itself (Figs. 11, 28). This loop is held firmly in its place by dorsal and ventral mesenteries, to be described later. In Fig. 11 the mesenteries are dissected away. After returning to the left side and coursing for a short distance backwards to the left of the nerve chord, the oesophagus goes suddenly over into the gizzard (Figs. 11 and 12 *g*). Shortly before this point the ventral mesentery leaves the oesophagus.

At its origin the oesophagus is only distinguishable from the

pharynx by the presence of an outer layer of longitudinal muscles and the more numerous gland cells. The musculature is never strongly developed, generally one or two strata of fibres in each layer (Fig. 15 *c.m.*, *l.m.*). As we follow the oesophagus backwards in a series of sections its walls become more and more glandular. The glands (Fig. 15 *gl*, *gl'*) resemble those of the crop (see below), but are never so numerous nor so strongly developed. The transition to the gizzard is sudden and well defined.

The gizzard (Figs. 11 and 12 *g*, Fig. 16) is always ventral in position lying on the left side somewhat behind the level of the segmental organs; it averages in well grown individuals about 5 mm in length but may occasionally be longer. It is distinguishable to the naked eye by its glistening muscular walls. The dorsal mesentery is absent on the gizzard.

On examining sections the musculature is found to be very much thickened and the epithelium correspondingly reduced (Fig. 16). The chief thickening occurs in the circular musculature (*c.m.*), but the longitudinal layer (*l.m.*) is also strongly developed. The individual fibres themselves are also thicker than on the oesophagus. In some examples the musculature exceeded the epithelium in thickness. Naturally the relative dimensions are quite arbitrary, depending upon the degree of contraction of the various parts. The epithelium is, in comparison to that of the oesophagus, very much simplified, the gland cells are not represented, the columnar cells, resembling the "Fadenzellen" of the epidermis, are almost exclusively present, although I have seen also "basal cells"¹). The cuticle of the gizzard is apparently thicker than that of the remaining parts of the digestive system. One can see very well in this region the connective tissue basis to which the epithelium is attached; it is in fact the fibrillar matrix which we have seen in the skin and proboscis surrounding the muscle fibres, and presents here the same relations. These two divisions, oesophagus and gizzard, I regard as homologous to the oesophagus of *Echiurus* and *Bonellia*, but, as I cannot draw a hard and fast line between pharynx and oesophagus, I have perhaps given the oesophagus a slightly longer forward extension than SPENGLER or RIETSCH. HORST's figure of *Hamingia* shows the oesophagus divided into an anterior thin-walled and a posterior thick-walled region, which suggests the same condition as in *Thalassema neptuni* (8, fig. 3 *oe*).

1) SPENGLER (17) applies this term to clear ovoid cells lying between the basal parts of the epithelial cells.

RIETSCH's figure and description of the intestine and fore-gut of *Thalassema neptuni* and their relations to the blood vessels differ so much from my observations that I am led to conclude either that owing to lack of material he was unable to gain a clear idea of the relations of parts, or that his Marseilles *Thalassema* is not *Th. neptuni*, but another species.

The gizzard (9) goes suddenly over into the crop (*cr*) which in *Thalassema neptuni*, as in *Echiurus*, is embraced at its posterior end by the blood vascular ring. This region is usually 4—5 mm long, with thin walls which in surface view present a longitudinally striated appearance (Fig. 12 *cr*), which is due to the nature of the epithelium. This forms a number of wavy yellowish white glandular ridges or folds the structure of which will be described immediately. Along the dorsal surface lies the dorsal blood vessel, in the substance of the dorsal mesentery, by which it is bound to the crop. Posteriorly this vessel goes over into the two limbs of the neuro-intestinal anastomosis which embrace the hinder end of the crop (see Fig. 12). Like the gizzard the crop lies somewhat to the left of the nerve chord. It often appears to be somewhat wider than the gizzard, but this is not always so. At the point of origin of the crop the narrow lumen of the gizzard suddenly widens out, and the wall becomes thin, the simple epithelium of the gizzard goes over into the highly complicated epithelium of the crop, a sudden and marked transition, seen as well in sections as in the dissected worm. At the hinder end of the crop, the transition from crop to intestine is even more sudden owing to the strong constriction and the change in the musculature, as well as the change in the nature of the epithelium. The intestine, behind this constriction, is immediately marked by the presence of the ciliated groove. The musculature of the crop consists, as in the preceding divisions, of an outer layer of longitudinal muscles (Fig. 17 *l.m*) and an inner layer of circular muscles (*c.m*). As a rule both are very weakly developed, one or two strata of fibres in each layer.

As above stated, on examining a dissected *Thalassema*, the crop is marked by the presence of about twelve somewhat sinuous white bands. These prove on section to be longitudinal ridges of highly specialized glandular epithelium, separated by deep valleys in which the cells are simpler.

The relations of the cells in these ridges are very complicated. The immense development of basal cells and bottle-shaped gland cells,

and the consequent contortion and distortion of the columnar epithelial cells, gives the epithelium an almost stratified appearance (Fig. 17).

As a basis we have the cylindrical cells, apparently the supporting element, comparable as such to the "Fadenzellen" of the epidermis (Fig. 17 *ep.c*). They are thread-like basally, broadening out distally to form a pavement-like epithelial surface. In longitudinal or transverse sections owing to the height of the epithelium these cells are rarely to be followed in their complete length, they more frequently appear to form a network surrounding the gland cells. Distally they show a cuticular margin, their protoplasm is highly granular, their nuclei are elongate, stain deeply and contain a number of large very deeply staining granules. The level of the nuclei varies somewhat; as a rule they are fairly central (Fig. 17 *ep.n*).

The gland cells are by no means all alike, yet, I believe that, as I have found all possible gradations from the "Basalzellen"¹⁾ to the most highly modified glands, they may all be stages in the development of the same glands. Similar glands, although less complicated, occurred in the oesophagus (Fig. 15) and helped me considerably in my interpretation of the state of affairs in the crop.

The simplest type of such cells, the basal cells (Fig. 17 *gl.c*), which I take to be the first stages in the development of the more highly specialized glands, are generally basal in position, and their contents are fairly homogeneous, staining in haematoxylin and Bismarck brown less deeply than the columnar cells. Their nuclei (*gl.n*) are round, do not stain deeply, but have a few deeply staining refractive granules. The next stage (*gl.c'*) is the appearance of a deeply staining secretion in the distal end, which is often seen to open out into the cavity of the alimentary canal. The amount of this black staining secretion increases relatively as the cell becomes more mature (*gl.c''*), so as finally to be in excess of the lightly staining plasma. This secretion always shows a tendency to occupy the distal part (neck) of the gland; these necks are often much attenuated.

When the secretion has reached a high state of elaboration the nucleus is seen to become smaller and apparently effete (*gl.c''*, *gl.n'*) and we find stages in which the contents are almost completely discharged, only a small quantity remaining in a little flask-shaped

1) see note p. 547.

gland with a reduced nucleus (*gl. c'''*). Such effete nuclei generally show a very deeply stained central mass and a clear outer border. They are distinguishable at a glance from the other nuclei of the crop epithelium. They are considerably smaller than the nuclei in the younger gland cells (basal cells). Finally some preparations lead me to believe that the nucleus itself is ultimately discharged with the contents. Certainly the changes here described and figured strongly suggest degeneration of the nuclei. All possible intergradations occur, every step being traceable. In the mucous cells of the gastric region of *Arenicola* GAMBLE and ASHWORTH (5) have recently recorded the fact that the cells themselves are discharged into the mucus.

I may remark that the structure is often much more complicated than in my figure (Fig. 17), which is taken rather from the side of one of the longitudinal ridges. In many places the number of glands between base and apex in such a section would be twice as great. On horizontal sections we see the glands in their different phases of development lying in the meshwork formed by the columnar cells or "Fadenzellen". More superficially we get the pavement-like outer ends of the latter, with the necks of the glands between them, generally appearing as black spots owing to the heavily stained secretion they contain. In the grooves between the ridges we find only short columnar cells such as occur in the gizzard.

The constriction for which I have adopted the name "pre-intestinal constriction" bounds the crop posteriorly, at the point where the blood vessels embrace the digestive tube. Behind it the intestine or mid-gut immediately begins, marked by the presence of the ventral ciliated groove. When the pre-intestinal constriction is examined in sections or *in toto* the lumen of the alimentary canal always appears reduced to quite a small aperture. I can find no trace of a crossing of the muscle fibres, the outer external longitudinal musculature of the fore-gut ending simply, and the inner longitudinal musculature of the intestine arising in the same simple manner inside the circular layer. The two layers sometimes overlap slightly. At the point of constriction the circular musculature is a little thickened. The transition from the crop epithelium to that of the intestine is very sudden and marked.

The second great division, the intestine or mid-gut, is characterized by the presence of the ciliated groove, which through about half its length is separated from the cavity of the gut as a collateral intestine or siphon (Nebendarm). It is probably a character of all

Echiuroids, at any rate it occurs in *Echiurus* (SPENGLER). *Bonellia* (RIETSCH), *Hamingia* (HORST) and in representatives of the two great divisions of the genus *Thalassema* viz *Th. neptuni* (RIETSCH) and *Th. erythrogrammon* (SLUITER, 14). The intestine of *Thalassema neptuni* may be divided into three parts, histologically scarcely distinguishable: the anterior (Zwischendarm, SPENGLER, 17) running from the pre-intestinal constriction to the origin of the collateral intestine, measuring 7—10 mm in length (Fig. 12 between *p* and *c.i.*); the second (Mitteldarm und Nebendarm of SPENGLER, division b of RIETSCH) extending from the origin to the end of the collateral intestine (Fig. 11 *c.i.o* to *c.i.e*), and the third (Hinterdarm, SPENGLER) accompanied throughout its course by the ciliated groove and ending at a little pouch or coecum (Fig. 11 *coe*) which marks the beginning of the rectum.

From the pre-intestinal constriction backwards the intestine usually contains a number of very characteristic ovate food-balls. They often occur in immense numbers at certain spots (Fig. 11, the loop before *c.i.e*), and in such cases the intestine is dilated to many times its usual diameter, its walls being stretched to the condition of a thin transparent membrane. Isolated food-balls occur in the "Zwischendarm" and "Mitteldarm", but it is generally further back that they are found in such great numbers, and form these conspicuous groups. I examined some of these balls and found them to consist of aggregates of sand and dark amorphous matter, which I regard as organic debris; also fragments of sponge spicules, Foraminiferan shells, parts of the calcareous skeleton of Echinoderms, etc.

In three carefully measured examples the parts under consideration were as follows;

	first division = Zwischendarm	region bearing collateral intestine = Mitteldarm	hinder division from posterior end of Nebendarm to coecum
small example, Plymouth, alcohol	7 mm	55 mm	45 mm
full grown example, Valentia, formol	10 "	140 "	120 "
" " " " "	8 "	120 "	145 "

The relative lengths of these parts is, no doubt, greatly influenced, particularly in preserved examples, by the degree of contraction and the number of sand balls contained, so that measurements from preserved material are not exactly reliable.

I cannot find any regularity in the arrangement of the individual loops of the intestine, except that a loop always runs forward from the rectum on the left side and returns upon itself. The remaining parts are less regular, and generally form a confused system of coils

in the body cavity dorsal to the fore-gut and segmental organs. Naturally the relative positions of the windings depend largely on the degree of distension and contraction of the parts.

The walls of the intestine seem to be of very uniform thickness throughout, though possibly in the last part, where only the ciliated groove is present, they are a little more muscular. Variations in the calibre of the intestine and in the thickness of its walls are apparently due to the contents, of which fact a comparison of numerous individuals has convinced me. We have here a remarkable instance of one of those long, thin-walled, plastic intestines which usually characterize sand-eating Invertebrates. On comparing any two examples we find frequently that the part which in one is a comparatively thickwalled narrow tube, is, in another individual, distended to form a great thin-walled transparent sack through which we can observe multitudes of food balls. A dorsal mesentery supports the intestine throughout its entire length. The ciliated groove with its derivative, the collateral intestine, is ventral in position. This can be determined at the two ends of the groove, which, at the pre-intestinal constriction arises on the opposite side to the dorsal blood vessel (Fig. 12 *p*) while posteriorly it ends at the coecum which is ventral in position and, indeed, supported by the ventral mesentery (Fig. 11 *coe*). Further, throughout the entire length of the intestine the dorsal mesentery and the ciliated groove are on opposite sides.

The collateral intestine arises suddenly from the groove, its point of origin being often a little more inflated than the remainder (Fig. 12 *c.i*); but this inflation is not always present. It is of very uniform diameter throughout and is always closely apposed to the intestine, never being separated from it by a space spanned by mesenteries as in some Capitellids.

When the part of the digestive tube in which the collateral intestine arises is removed, and the dorsal wall carefully cut away so as to expose the inner aspect of the ventral wall, and the preparation cleared with oil of cloves, we see that the ciliated groove actually goes over into the collateral intestine, the latter opening out into the alimentary canal by a circular orifice (*o*), which is bounded posteriorly by a thickened fold formed by the fusion of the walls of the ciliated groove (Fig. 21 *c.gr*).

The shallow groove (*s.gr*) which is seen running backwards from this point accompanying the collateral intestine, cannot therefore be referred

to a part of the original groove, but is, in my opinion, a new structure formed by the union of the two furrows (*f*) which lie outside the two lips of the original ciliated groove. This groove (formed by the fusion of these furrows), which in the middle of its course becomes more pronounced, I shall refer to under the name of "secondary ciliated groove". Fig. 23 represents sections from a series cut in this region and explains itself, it being obvious here that the collateral intestine owes its existence to the fusion of the summits of the two longitudinal ridges or lips that bound the ciliated groove.

The hinder end of the collateral intestine (Fig. 13) on superficial examination resembles the anterior one. When, however, the dorsal wall of the intestine is dissected away and the specimen examined, as described above, in oil of cloves, we find a slight difference, viz: the ciliated groove runs forward for a short distance (1—2 mm) in front of the circular opening (Fig. 22 *c.gr'*) by which the "Nebendarm" opens into the gut, and there ends by the union of its walls. This slight difference will at once be recognised on reference to the sketches.

This difference indicates, so far as I can see, merely a more gradual transition from the groove to the siphon posteriorly than anteriorly. In all the examples that I examined in this way these conditions were constant at both ends; there is always posteriorly this short horse-shoe-shaped process of the ciliated groove.

At the posterior end also the nature of the secondary groove is plainly visible (Fig. 22 *s.gr*). I can find no cilia in the collateral intestine except just at the two openings where the condition is transitional from groove to siphon. So far as I can see the groove is generally stronger and deeper posterior to the collateral intestine than anterior to it. The groove ends in the position described and figured by RIETSCH, i. e. to the right of the opening of the little coecum on the beginning of the rectum.

In contrast to the fore-gut, as already stated, the intestine presents an external circular and an internal longitudinal layer of muscles. The layer of circular muscles is seen in longitudinal sections at the pre-intestinal constriction to be continuous from crop to intestine. On the other hand I can find no trace of continuity between the two layers of longitudinal fibres, and am led to regard the inner longitudinal musculature of the intestine as a structure *sui generis*. I will return to this point later on. The musculature never seems

to develop to any considerable thickness. I regret that I have been unable, owing to the state of preservation of my material, to make any observations upon the peri-intestinal sinus discovered by RIETSCH in *Bonellia* and *Thalassema*. I can however determine the presence of such a structure, and am convinced that it is not, in this species, continuous with the blood vascular ring which embraces the hinder part of the crop. Pigmented cells are often to be seen in the walls of the intestine.

The epithelium of the intestine (Figs. 18, 19 and 20) is simple in comparison to that of the crop. I cannot detect cilia except in the ciliated groove and secondary groove, but this may be due to the defective state of preservation. The epithelium consists of columnar or thread-like cells, the free ends of which broaden out into a pavement (Fig. 18 *ep. c*). They have a dark cuticular margin, an elongated nucleus (*ep. n*) and granular contents, and stain more deeply than the interstitial glandular and basal cells. Their free ends show a tendency to project as processes into the cavity of the intestine, which give the epithelium an irregular surface. Between these cells lie oval or bottle-shaped cells (Fig. 18 *gl. c*), with round, less deeply staining nuclei (*gl. n*) and lightly staining contents, resembling the simplest type of gland cells seen in the crop. Many of them are seen to open out by narrow ducts between the columnar cells. The deeply staining glands, which characterize the oesophagus and crop, are absent from the intestine.

In horizontal sections of this epithelium which cut the expanded surfaces of the columnar cells (Fig. 20) we get a pavement-like mosaic of the latter (*ep. c*), between which the necks of the glands can be seen opening-out (*gl*). Such horizontal sections as cut the cells at a lower level show the columnar cells forming a meshwork round the circular sections of the glands (Fig. 19).

The epithelium of the collateral intestine is composed of low cells which are not much higher than thick. So far as I can see there are no glands here. Glands are also apparently absent from the ciliated groove and the secondary groove.

The coecum, which marks the termination of the intestine, generally contains the brown amorphous matter already noticed in *Th. neptuni* and *erythrogrammon*. Its walls are muscular, and the epithelium is low, flattened and pavement-like.

From the coecum to the anus runs the rectum, about 5—7 mm long, into which the anal vesicles open ventro-laterally by two ciliated openings. I have nothing to add on the structure of these vesicles.

The terminal anus lies in a depression surrounded by the swollen papillae on the hinder end of the body. The walls of the rectum are thicker than those of the intestine, and more muscular. This division is characterized further by the presence of the ventral mesentery which extends as far forwards as the coecum. The free margin of the mesentery bearing the blind end of the ventral vessel, ends on the surface of the coecum.

Around the rectum are a number of irregular radial mesenteric folds or frenula. The course of the rectum is from the coecum straight backwards. The nerve cord ends with a slight swelling under the rectum, and its primitively double nature is here more clearly visible than elsewhere. It seems to send nerves into the muscular coats of the rectum. On the hinder part of the rectum the musculature is very much confused, while more anteriorly it is arranged as in the intestinal region, though somewhat thicker.

In the posterior portion of the rectum the epithelium is strongly ciliated, i. e. from the point where the anal vesicles open into it, to the anus. This division is somewhat dilated and is surrounded by the curious peri-anal glandular organ discovered by RIETSCH, which, lying for the most part outside the musculature, I regard as a derivative of the glandular tissue of the skin papillae, the glands opening through the musculature into the rectum. It does not extend further forward than the openings of the anal vesicles. This division behind the openings of the anal vesicles has been aptly termed cloaca by RIETSCH.

When a comparison is made between the digestive system of *Thalassema neptuni* and that of the other Echiuroids we find a great resemblance. In *Echiurus*, according to SPENGLER's description (17), the only difference in the anterior division is that the oesophagus and gizzard cannot be distinguished from one another. In *Bonellia minor*, according to RIETSCH's description (12), there can be little doubt that the "intestin buccal" is the equivalent of the fore-gut in *Thalassema neptuni*. The chief difference here is that the vascular system embraces the alimentary canal further back; in fact, it embraces the division of the intestine that bears the siphon, not, as in *Thalassema neptuni*, the pre-intestinal constriction. The vascular system, according to RIETSCH, enters into communication with the peri-intestinal sinus or "poche vasculaire" in *Bonellia*, and he describes the same condition in *Thalassema neptuni*, but, as will be seen when I come to the description of the vascular system, his account differs in many

points from the condition that I find in *Thalassema neptuni* from the British and Irish coasts.

In HORST's (8) account and figure of *Hamingia* I have no doubt as to the homology of the crop (fig. 3 *i.g.*) with that of *Thalassema neptuni*. His figure and description of the oesophagus recall the oesophagus and gizzard of the latter species. Very remarkable in *Hamingia* is the length of the division of the alimentary canal which lies between the crop and the vascular ring. In the three genera, *Echiurus*, *Bonellia* and *Hamingia* the musculature of the intestine resembles that of *Thalassema neptuni*.

Naturally a comparison of the parts of the intestinal canal with those of other Annelids and Invertebrates would be of little value, as the digestive system is notoriously liable to undergo radical changes in correlation with physiological differentiation of its parts. I have already referred to the specialization for a sand diet. The sketches of the intestine of *Sternaspis* by VEJDOVSKY (18) and RIETSCH (12a) cannot fail to recall that of the Echiurids.

The question naturally presents itself to us — what is the nature of the crop, and why does it present this highly glandular epithelium? In *Echiurus* and *Hamingia* at any rate it agrees in the possession of these singular longitudinal glandular ridges of epithelium. Without observations on the living worm it would be rash to attribute to it a special function, but I cannot help thinking that it may serve to secrete the slime by means of which the particles of food and sand are cemented into the characteristic food balls. As a support for this I find the balls in all parts of the intestine, but never anterior to the pre-intestinal constriction.

On a comparison with KOREN & DANIELSSEN's sketch of *Hamingia* (9, tab. 5, fig. 6) it appears to me that the division *c* must be the crop, and we see here that immediately behind it numerous food balls occur in the intestine.

As to the significance of the inner longitudinal muscle fibres of the intestine, I have observed that they are not continuous with those of the fore-gut, and I can see no alternative to regarding them as a separate structure developed inside the ordinary musculature. I cannot determine from what tissue they take their origin, but it is interesting to note that EISIG (4) has found in the *Capitellidae* (where a similar reversal of the musculature takes place) what he believes to be epithelio-muscular cells, i. e. muscular cells derived from, and still continuous with, the endodermal epithelium, such as occur in the Coelenterata.

IV. Vascular System.

My observations upon the relations of the blood vessels agree thoroughly with those of LANKESTER (11) differing considerably from RIETSCH's description. Whether the great scarcity of *Thalassema* at Marseilles prevented RIETSCH from gaining a clear insight into the structure of the worm, or whether the examples which he described belonged to another species than *Thalassema neptuni*, I cannot say; I am inclined to the latter view. The chief point in which RIETSCH's account differs from LANKESTER's is that he figures and describes a connexion between the vessels and the peri-intestinal sinus. According to him the two arms of the neuro-intestinal anastomosis do not form a simple ring as in *Echiurus*, but the three vessels open into a peri-intestinal sinus or "poche vasculaire" such as he describes in *Bonellia minor*. Now in the many specimens which I have examined this is never the case. We have always the simple ring, as in *Echiurus*, such as LANKESTER describes (fig. 12, 25). RIETSCH states that in *Bonellia* and *Thalassema* the anastomosis has retreated further backward on the intestine, and that the ring has become converted into a sinus. But in *Thalassema neptuni* I find that the ring has not retreated backwards on the intestine but occupies the position that SPENGLER describes and figures in *Echiurus*, viz: between the crop and intestine (Fig. 12 d.v, n.i.a). In *Thalassema neptuni* the vascular ring is only lightly applied to the crop, and such traces of a sinus as I have found occur always on the intestine proper, i. e. behind the pre-intestinal constriction and consequently behind the blood vascular ring.

The dorsal vessel may be irregularly dilated at any part of its course, and it is always the thickest of the vessels. It leaves the fore-gut and the mesentery about the level of the gizzard. The relations of the vessels in the proboscis are well known. The ventral vessel is, as RIETSCH describes, solid in the posterior part of its course. It runs in the ventral mesentery to the posterior end of the body where it ends blindly on the wall of the coecum. As is well known its walls bear the gonads. The neuro-intestinal anastomosis is the variable part of the vascular system. The two limbs of the "muscle ring"¹⁾ generally open separately into the ventral vessel (Fig. 26 m.r), but sometimes unite first into a single stem (Fig. 27 m.r). The ring

1) The terminology applied to the vascular system is that proposed by SPENGLER, 17, p. 509.

around the alimentary canal may also show variations e. g. in the example figured (Fig. 26), where the right half of the ring is absent, the vessel of the left side alone being present. Fig. 27 shows another variation in which the right limb of the ring is apparently not developed but in which a union occurs between the left vessel and the dorsal vessel on the right side. This can best be explained if we imagine that the right half of the ring is fused for a part of its length to the dorsal vessel.

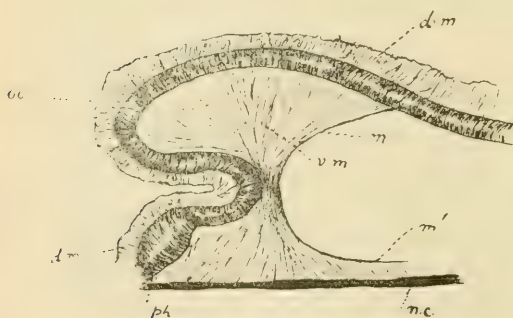
Amoeboid corpuscles occur in these vessels, chiefly in the neighbourhood of the ring. The spherical corpuscles of the body cavity are not found in the vascular system.

V. The Mesenteries.

We can recognise in *Thalassema neptuni* a dorsal mesentery, and a ventral mesentery, and a varying number of irregular folds of the peritoneum anteriorly and posteriorly.

The dorsal mesentery (Fig. 12 *d.m*) is attached to the alimentary canal throughout its entire length from mouth to anus, being, so far as I can see, only unrepresented in the region of the gizzard. It is always inserted on the dorsal side of the intestinal canal, but its attachments to the wall of the body are irregularly disposed, sometimes dorsal, sometimes lateral, and sometimes ventral. On examining preserved specimens it always appears more or less broken and discontinuous at its insertions on the body wall, but it is possible that this is not so in the living worm.

Fig. A.



The ventral mesentery (Fig. 28 *v.m*, Fig. A in text *v.m*), bearing the ventral vessel throughout its entire length, is attached to the alimentary canal anteriorly and posteriorly, that is to the pharynx and oesophagus and to the rectum. At the hinder end of the oesophagus it suddenly leaves the digestive tube with a falciform

free margin (Fig. 28 *m*, text-figure *m*) and extends as a short free fold along the ventral surface, attached to the peritoneal sheath of

the nerve cord (*n. c.*) and bearing the ventral vessel (Fig. 28 and A *m'*). Posteriorly it approaches the gut again and attaches itself to the coecum, on the wall of which the solid continuation of the ventral vessel ends.

Anteriorly, where it is attached to the oesophagus, it is very difficult to understand, owing to the fact that its ventral attachment is so much shorter than its attachment to the oesophagus. The form which it would present if the dorsal mesentery were cut away and the whole fore-gut brought symmetrically into the sagittal plane, is sketched in Fig. A. Now the relations are complicated by the fact that the oesophageal loop (*oe*) is firmly bound down to the body wall by a very short dorsal mesentery (*d. m.*); the loop then lies to the right, the limb posterior returning dorsal to the anterior one¹). This posterior limb reaches the left side, and then proceeds backwards, still tied down to the ventral body wall, somewhat to the left of the nerve cord, by the dorsal mesentery.

Owing to the presence of the web of ventral mesentery which occupies the oesophageal loop, the gut, with the two mesenteries, shuts off a portion of the body cavity forwards, forming a kind of false diaphragm. This anterior division of the body cavity opens out by a single small hole (Fig. 28 *o*) through which the ventral, and at times the dorsal blood vessel passes forwards; this aperture is bounded by the falciform free margin of the ventral mesentery (Fig. 28 *m*) and by a small piece of the left ventral body wall which lies between the insertion of the dorsal mesentery (*d. m.*) and the nerve cord (*n. c.*). This will be made clear by a reference to Fig. 28.

The radially arranged folds of the peritoneum around the mouth and anus are quite irregular and consequently call for no attention.

VI. Summary.

The body wall of *Thalassema neptuni* consists of a cuticle, which is bound down to the epidermis by a marked alveolar layer; an epidermis consisting of at least four different types of elements, viz: typical columnar cells, clear (? glandular) cells, large unicellular glands, and sense organs; the last resemble those of *Thalassema diaphanes*, appearing to be simpler than those of *Echiurus*: a cutis; three mus-

1) "Anterior" denotes the part nearer to the mouth, "posterior" that nearer to the crop, i. e. further from the mouth.

cular layers and a peritoneum. The "réseau ganglionnaire" of RIETSCH and the connexions between epidermis and fibrous or nervous elements which GREEFF describes are not found, and such appearances are referred to the distortion of the epidermis consequent upon the pressure exercised by the gland cells.

The muscular layers have the relations characteristic of most Echiuroids. The muscle fibres have the typical structure of Annelid muscles in transverse section, the striae seen in longitudinally sectioned tissues and in macerated preparations being sometimes parallel to the long axis of the fibre, sometimes spiral.

An intermuscular fibrillar tissue, identical with the cutis, from which it cannot be sharply separated, exists, and the muscle fibres give attachment to little connective tissue languets which probably connect them to this matrix or to one another.

The digestive organs agree essentially with those of other Echiuroids, differing in certain details. They comprise a fore-gut, consisting of pharynx, oesophagus, gizzard and crop, a mid-gut or intestine in which the ordinary relations of the musculature are reversed, and a rectum. The fore-gut is separated from the intestine by a marked constriction. The intestine is divisible into three divisions, the middle one possessing a collateral intestine or siphon, the anterior and posterior bearing a ciliated groove. These structures are ventral in position. The collateral intestine is formed by the cutting off of the ciliated groove from the cavity of the intestine. Its anterior and posterior openings into the gut differ slightly from one another, the transition from siphon to groove being more gradual posteriorly. A secondary ciliated groove is developed under the siphon in the wall of the gut. Remarkable glands are found in the oesophagus and more strongly developed in the crop. A marked alteration suggestive of degeneration occurs in their nuclei when the secretion is elaborated. It is probable that these nuclei are discharged with the secretion. I have suggested that these glands may function in secreting the mucus by means of which the sand is cemented into the characteristic balls that occur in the intestine. A peri-intestinal sinus occurs but has no connexion with the blood vessels.

The epithelium of the intestine is much simpler than that of the crop. The peri-anal tissue described by RIETSCH is probably referable to epidermal gland cells opening into the rectum.

The vascular system agrees in its relations with that of *Echiurus*, rather than with that of *Bonellia*.

The mesenteries consist of a dorsal mesentery attached to the alimentary canal throughout its entire length, and a ventral mesentery (supporting the blood vessel), which enters anteriorly and posteriorly into connexion with the alimentary canal; anteriorly it forms a diaphragm-like septum.

A few irregular lateral mesenteric strands occur anteriorly and posteriorly around the mouth and anus.

Literature.

1. ANDREAE, J., Beiträge zur Anatomie und Histologie des *Sipunculus nudus* L., in: Z. wiss. Zool., V. 36, p. 201—258, tab. 12 u. 13, 1881.
2. BÜTSCHLI, O., Ueber den feinern Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von *Ascaris*, in: Festschrift LEUCKART, p. 327—336, tab. 34, 1892.
3. COLLIN, A., *Criodrilus lacuum* HOFFM., ein Beitrag zur Kenntniss der Oligochäten, in: Z. wiss. Zool., V. 46, p. 472—497, tab. 33, 1888.
4. EISIG, H., Die Capitelliden des Golfes von Neapel, Berlin 1887.
5. GAMBLE, F. W., and ASHWORTH, J. H., The habits and structure of *Arenicola marina*, in: Quart. J. micr. Sc., (N. S.) V. 41, Part 1, 1898.
6. GREEFF, R., Die Echiuren, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., V. 41, Pars 2, No. 1, 1879.
7. HESSE, R., Zur vergl. Anatomie der Oligochäten. 1. Ueber die Muskeln der Oligochäten, in: Z. wiss. Zool., V. 58, p. 39—51, tab. 24.
8. HORST, R., Die Gephyrea, gesammelt während der zwei ersten Fahrten des "Willem Barents". 1. Echiurida, in: Niederländ. Arch. Zool., Suppl. 1881, p. 1—12, tab. 1.
9. DANIELSEN, D. C., and KOREN J., Gephyrea. Norske Nordhavs-Expedition — Norwegian North-Atlantic Expedition. Zool. III. Christiania 1881.
10. KORSCHULT, E., Ueber *Ophryotrocha puerilis* CLAP.-METSCHN., in: Z. wiss. Zool., V. 57, p. 224—289, tab. 12—15, 1893.
11. LANKESTER, E. R., On *Thalassema neptuni* GÄRTNER, in: Zool. Anz., V. 4, p. 350—356, 1881.
12. RIETSCH, M., Étude sur les Géphyriens armés ou Echiuriens, in: Rec. zool. Suisse, V. 3, 1886.
- 12a. —, Étude sur la *Sternaspis scutata*, in: Ann. Sc. nat., Zool. (Sér. 6) V. 13, 1882.

13. ROHDE E., Die Musculatur der Chätopoden, in: Zool. Beitr. (SCHNEIDER), 1885, p. 164—205, tab. 24—27.
 14. SLUITER, C. PH., Beiträge zu der Kenntniss der Gephyreen aus dem Malayischen Archipel, I., in: Natuurk. Tijdschr. Nederland. Indie, V. 43, p. 26—88, 1883.
 15. —, Ueber zwei merkwürdige Gephyreen aus der Bai von Batavia, ibid. V. 48, p. 233—248, 1888.
 16. SPENGEL, J. W., Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. I. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der Bonellia, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 1, p. 357—419, tab. 8—12.
 17. —, Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. II. Die Organisation des Echiurus pallasii, in: Z. wiss. Zool., V. 34, p. 460—538, tab. 23—26, 1880.
 18. VEJDovsky, FR., Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis, in: Denkschr. math.-naturw. Cl. Akad. Wiss. Wien, V. 43, 1881.
 19. WARD, H. B., On some points in the anatomy and histology of *Sipunculus nudus* L., in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, V. 21, No. 3, 1891.
-

Explanation of the Figures.

Plate 28.

Fig. 1. Section of the epidermis of *Thalassema neptuni* in the interval between two papillae, where the great glands are not present, *cu* cuticle, *al* alveolar layer of cuticle, *ep. c* columnar cells, *ep. n* nuclei of the same, *c. c* clear cells, *c. n* nuclei of the clear cells, *op* opening of a clear cell through the cuticle, *c. t* cutis, *c. t. n* nuclei of the cutis.

Fig. 2. Longitudinal section of the epidermis on the summit of a papilla, where the glands are numerous; *gl. c* gland cell, *gr* deeply staining granules in the same, *gl. n* nucleus of gland cell; other letters as in Fig. 1.

Fig. 2a. A piece of the cuticle, highly magnified; *ep. c* columnar cells, *gl. c* neck of a gland cell, *al* alveolar layer, *cu* cuticle, *cu'* deeply staining outer layer of the same. (SEIBERT, apochr. 2 mm.)

Fig. 3. The cuticle on surface view, showing reticular structure. From a macerated preparation.

Fig. 4. Piece of the cuticle showing impressions of the columnar cells, *ep*; and openings of the glands, *gl*.

Fig. 5. Horizontal section of the epidermis; *ep. c* columnar cells, *ep. n* nuclei of the same, *c. c* clear cells, *c. n* their nuclei, *gl* a gland.

Fig. 6. Sense organ from the epidermis of the proboscis; *s. c* sense cells, *gang. c* ganglion cell; other letters as in Figs. 1 and 2.

Fig. 7. Transverse section of the musculature in the proboscis; *m* muscle fibres, *m. n* nuclei of the muscle fibres, *c. t* connective tissue matrix, *c. t. n* nuclei of the same.

Fig. 8. Sections of muscle fibres, a, b, c and d, showing the relative reduction of the central plasma towards the ends of the fibres; e, a small (? young) fibre, with nucleus.

Fig. 9. Piece of a muscle fibre from a macerated preparation of the body wall, showing alveolar structure; *nu* nucleus, *s* sarcolemma, *pe* pellicle, *l* connective tissue languets. (SEIBERT, apochr. 2 mm, comp.-ocul. 12.)

Fig. 10. Piece of a muscle fibre with spirally arranged "contractile plates" or fibrillae; *nu* nucleus. (Macerated preparation.)

Fig. 11. *Thalassema neptuni*, dissected from the dorsal surface to show the digestive system; the segmental organs are coloured yellow, the blood vessels red, the collateral intestine (*c.i*) green, and the ciliated groove (*c.g*) brown; *v.r* vascular ring (gut ring), *d.v* dorsal vessel, *h.m* hook muscles, *n* nerve chord with ventral vessel, *ph* pharynx, *oe*, *oe'* oesophagus, *g* gizzard, *c.i* collateral intestine, *c.i.o* origin of the same, *c.i.e* end of the same, *c.g* ciliated groove, *coe* coecum, *r* rectum, *a.v* anal vesicles.

Plate 29.

Fig. 12. Part of the intestine in the neighbourhood of the vascular ring; *d.v* dorsal vessel, *n.i.a* neuro-intestinal anastomosis, *mes* dorsal mesentery, *oe* oesophagus, *g* gizzard, *cr* crop, *p* pre-intestinal constriction, *int* intestine, *c.gr* ciliated groove, *c.i* collateral intestine. The ciliated groove and collateral intestine are ventral, the mesentery and dorsal vessel are dorsal. The piece of intestine is therefore twisted through 180°, and the crop through another 180°.

Fig. 13. Hinder end of the collateral intestine (*c.i*); *c.gr* ciliated groove.

Fig. 14. Transverse section of the wall of the pharynx; *ep.c* columnar epithelial cells, *ep.n* their nuclei, *gl* gland, *b.c* basal cells, *c.m* circular musculature; the outer longitudinal musculature is absent in the pharynx; *p* peritoneum.

Fig. 15. Transverse section of the wall of the oesophagus; *ep.c*, *ep.n* columnar cells and their nuclei, *ep.c'* thread-like inner ends of the columnar cells, *gl*, *gl.n* gland cells and their nuclei, *gl'* more specialized, partly discharged gland cells with apparently effete nuclei, *gl.n'*, such as occur in the crop, *c.m* circular muscles, *l.m* longitudinal muscles, *p* peritoneum.

Fig. 16. Transverse section of the gizzard; *c.t* connective tissue between the muscle fibres; other letters as in Fig. 14.

Fig. 17. Transverse section of the wall of the crop, showing the highly glandular nature of its walls; *gl.c*, *gl.c'*, *gl.c''*, *gl.c'''* four stages in the history of the gland cells, which is characterized by the gradual increase of the deeply staining secretion and disappearance of the lightly staining plasma, these changes are accompanied by an equally marked alteration (degeneration?) of the nucleus, *gl.n*, *gl.n'*. Other letters as in previous figures.

Fig. 18. Transverse section of the wall of the intestine; *ep.c* columnar cells, *ep.n* their nuclei, *gl.c*, *gl.n* the comparatively lightly staining simple glandular cells and their nuclei, *c.m* circular muscles, *i.l.m* internal layer of longitudinal muscles, *p* peritoneum.

Fig. 19. Horizontal section of the intestinal epithelium; *ep.c* columnar epithelial cells, *gl* gland cells.

Fig. 20. Horizontal section cutting the surface of the intestinal epithelium; *ep.c* the outer ends of the columnar cells, *gl* the pores of the gland cells.

Fig. 21. A piece of the ventral wall of the intestine showing the origin of the collateral intestine, cleared in oil of cloves and examined from inside; *c.gr* ciliated groove, *c.i* collateral intestine, *o* opening of the collateral intestine into the ciliated groove, *f* furrows outside the lips of the ciliated groove which come together to form the secondary groove, *s.gr*. From this sketch it is clear that the collateral intestine is simply a part of the ciliated groove, shut off from the cavity of the intestine except at the ends, by the union of its two lips.

Fig. 22. Posterior end of the collateral intestine, examined as in 21; letters as in Fig. 21. The only difference is that the ciliated groove runs forward for a short distance in front of the opening (*c.gr'*), then ending as in Fig. 21, by the fusion of its walls.

Plate 30.

Fig. 23. Sections of the origin of the collateral intestine, drawn with the camera lucida. In A the ciliated groove alone is present, B and C cut the opening where the groove is actually going over into the collateral intestine, D and E show the collateral intestine with the secondary groove, letters as in Fig. 21. The sections are followed from before backwards.

Fig. 24. Sections of the posterior end of the collateral intestine, followed from before backwards, drawn with the camera lucida. In A only the collateral intestine and secondary groove are present, B cuts the transverse ridge formed by the union of the lips of the ciliated groove. C, D and E are sections of the region where both groove and collateral intestine are present, E being just on the margin of the opening. F cuts the opening itself, and in G we have only the ciliated groove.

Fig. 25. The vascular ring embracing the crop (*cr*), *d.v* dorsal vessel, *n.i.a* neuro-intestinal anastomosis.

Fig. 26. Blood vessels of an individual in which only one half of the intestinal ring is represented; *oe* oesophagus, *cr* crop, *int* intestine, *d.v* dorsal vessel, *v.v* ventral vessel, *n.i.a* neuro-intestinal anastomosis, *m.r* muscle ring.

Fig. 27. Another example of variation in the relations of the vessels; letters as in Fig. 26.

Fig. 28. The relations of the ventral and dorsal mesenteries to the oesophagus, showing the false dissepiment made by the ventral mesentery. (As seen when the animal is dissected from behind forwards.) For this drawing I am indebted to my friend and colleague Herrn WLADIMIR REDIKORZEW. The oesophagus is coloured brown, the ventral nerve chord yellow; *d.m* dorsal mesentery, *v.m* ventral mesentery, *oe* oesophagus, *m* free posterior falciform margin of the ventral mesentery, *m'* continuation of the same along the mid-ventral line, where the mesentery carries the ventral blood vessel, *n.c* nerve chord, *o* opening into the section of the body cavity which is almost cut off anteriorly by this pseudo-diaphragm.

The Development of Ischnochiton.

By

Harold Heath,

Assistant Professor of Zoology at Leland Stanford Jr. University.

With Plates 31—35 and 5 Figures in text.

Contents.

Introduction.

Ischnochiton magdalenensis.

1. Natural History.

2. Breeding Habits.

3. Methods.

4. General Sketch of Development.

5. Nomenclature.

I. The Unsegmented Ovum.

II. The Primary Cleavages.

1. The First Cleavage.

2. The Second Cleavage.

III. The Formation of the Ectoblast.

1. First Quartette of Ectomeres.

2. Formation of Primary Trochoblasts, and the Second Quartette of Ectomeres.

3. Formation of Apicals, and the Third and Last Quartette of Ectomeres.

4. Division of Primary Trochoblasts; Formation of Accessory Primary Trochoblasts; First Cleavage of Second Quartette.

5. Formation of Tertiary Stomatoblasts; Cleavage of Apicals; Origin of Secondary Trochoblasts (Tip Cells); Division of Basals; Second Cleavage of Primary Trochoblasts; Formation of Left Post-Trochal Cells.

6. Origin of Posterior Secondary Stomatoblast.

7. Second Cleavage of Third Quartette; Division of Accessory Trochoblasts.

IV. The Formation of the Mesoblast and Entoblast.

1. Primary Mesoblast.

- V. History of the First Quartette.
 - 1. Trochoblasts and Tip Cells, Formation of the Prototroch. Comparisons.
 - 2. Ectoblastic Cross. (Molluscan Cross.)
 - a) Its formation.
 - b) Axial relations.
 - c) Its occurrence in other forms.
 - d) Later history. Comparisons.
 - 3. Rosette Series ("Annelid Cross").
- VI. History of the Second Quartette.
 - 1. Early Cleavages and Later History. Comparisons.
 - 2. First Somatoblast. Comparisons.
- VII. History of the Third Quartette.
 - 1. Early Cleavages and Later History. Comparisons.
- VIII. An account of the Invagination with Comparisons.
- IX. History of the Mesomeres.
 - 1. The Mesoblast.
- X. History of the Entomeres.
 - 1. The Fourth Quartette.
 - 2. The Fifth Quartette.
- XI. The Free-Swimming Larva.
 - 1. Habits.
 - 2. Metamorphosis.
 - 3. The Foot.
 - 4. The Shell.
- XII. General Considerations.
 - 1. Cell Homologies among Annelids and Molluscs.
 - 2. The Ancestral Form of the Trochophore.
 - 3. Forms of Cleavage.
 - 4. Anachronism of Cleavage.
 - 5. Relationship of the Annelid and Chiton Trochophore.
 - 6. Metamerism.

The following paper on the embryology of *Ischnochiton* was undertaken primarily with the view of determining as far as possible the accurate origin and development of the germ layers. As a result of such a study it was hoped some light might be thrown on the phylogeny of the Mollusca, more especially with regard to the relationship between this group and the Annelids. The work has expanded beyond my expectations, and owing to this fact I have, in the following pages, paid particular attention to the cell lineage, and the external features of the development through the formation of the trochophore and its metamorphosis, up to the assumption of the adult form. The development of internal organs, only in so far as it bears directly upon the complete understanding of external structures, has been considered.

This latter phase of the problem I intend to present at another time, paying more particular attention to the development beyond the oldest stages considered in this paper.

The work was begun in the summer of 1895 at the Hopkins Seaside Laboratory, Pacific Grove, California, and during the following year, so far as my duties would permit, was continued in the zoological laboratory of the Leland Stanford Junior University. In this connection it becomes a most pleasant duty to acknowledge my deep indebtedness to the directors of the Hopkins Laboratory, Dr. C. H. GILBERT and Dr. O. P. JENKINS, for placing at my disposal the exceptional advantages which the laboratory affords. During the past two years the work has been carried on in the zoological laboratory of the University of Pennsylvania, under the direction of Professor E. G. CONKLIN, to whom I cannot adequately express my appreciation of his many kindnesses. And I am particularly indebted to my wife who has rendered me great assistance.

Ischnochiton magdalenensis.

1. Natural History.

The material for this work was collected at the Hopkins Seaside Laboratory on Monterey Bay, California, about 120 miles south of San Francisco. The north and east shores of the bay are sandy, but upon the south a granite formation breaks through the cretaceous conglomerate and rises above the sea level from ten to fifty feet. The cliffs, together with the outlying islands, support innumerable plant and animal forms. Not less than twenty species¹⁾ of Chiton occur in

1) Professor PILSBRY, of the Academy of Sciences, Philadelphia, has kindly identified the following species collected in Monterey Bay:

Lepidopleuridae.

Lepidopleurus rugatus CPR., *L. nexus* CPR.

Ischnochitonidae.

Tonicella lineata WOOD, *Trachydermon* (*Cyanoplax*) *raymondi* PILS., *T. (Cyanoplax) hartwegi* CPR., *Ischnochiton radians* CPR., *I. scabricostatus* CPR. var., *I. regularis* CPR., *I. mertensi* MIDD., *I. cooperi* CPR., *I. (decipiens* var. ?) *sinudentatus* CPR., *I. (Stenoradsia) magdalenensis* HINDS, *Callistochiton crassicosatus* PILS., *C. palmulatus* var. *mirabilis* PILS., *Chætopleura gemmea* CPR., *Nuttallina californica* 'NUTT.' RVE., *N. thomasi* PILS.

this situation, and several of these in the greatest abundance. The eggs of one species, *Ischnochiton magdalenensis*, were collected, and their study forms the subject matter of the present paper.

Ischnochiton magdalenensis, more often called *Stenoradsia magdalenensis*, was first described by HINDS ('44) from specimens obtained from Magdalena Bay, Lower California. From this locality it extends to Monterey Bay, where it is probably the most abundant species of Chiton, and in gradually diminishing numbers we find it for a distance of 150 miles to the northward. Thus its range is from Magdalena Bay, Lower California, to Bolinas Bay, a few miles north of San Francisco, California, or a total distance of about 1000 miles.

All Chitons are probably vegetable feeders, and in Monterey Bay and vicinity the majority are certainly nocturnal, withdrawing into some shaded position upon the approach of day. *Katharina*, *Tonicella*, *Nuttallina*, occupying exposed situations on the rocks, and concealing themselves but little, are apparently not highly sensitive to light; *Mopalia* and *Cryptochiton* will remain out on their feeding grounds only when the day is foggy or dark; the remainder of the Chitons mentioned in the list conceal themselves under loose stones or in crevices among the rocks, but none appear so highly sensitive as *I. magdalenensis*. During the day this species may be found in numbers of a score or more under such boulders as lie between tide marks, half buried in the sand, and overgrown with various seaweeds. During the night they come out to feed on this vegetation, sometimes emerging completely, but more often just far enough to eat those plants lying next to the sand. In these positions they may be found in the early morning, but by sunrise all traces of them have disappeared.

The proboscis of the adults of this species appears highly sensitive to light. Until they are about 4 cm in length it remains completely exposed as in other Chitons, but about this time a black or dark green pigment is gradually deposited in the anterior eighth of the foot, and in proportion as it deposits the foot is drawn more and

Mopaliidae.

Mopalia muscosa GLD., *M. muscosa lignosa* GLD., *M. muscosa hindsi* 'SOW.' RVE., *M. heathi* PILS., *M. ciliata* SOW., *Placiphorella velata* CPR.

Acanthochitidae.

Katharina tunicata WOOD, *Cryptochiton stelleri* MIDD.

more over the mouth, until finally the dark end of the foot completely conceals the mouth. I am unable to suggest any reasonable explanation of the above mentioned peculiarity.

2. Breeding Habits.

The eggs of *Ischnochiton* are laid on those days of May and June when the low tides come in the early morning. Unlike any *Chiton* yet described, so far as I can learn, it does not lay its eggs singly, but in "jelly masses". The oviducts between the ovary and a point 8 or 10 mm from their exterior openings are modified to form albumen glands (Fig. A). Just before the breeding season these become greatly distended and the eggs passing out from the ovary are surrounded by the secreted albumen and become moulded by the lower end of the oviduct into strings each with a diameter of 3—4 mm and a length of about 77 cm. Along one side of the string is a strip of albumen in which there are no eggs. It is not in the state of tension that exists in the remaining albumen packed with ova, and consequently the strings as they are laid assume the form of spirals.



Fig. A. *Ischnochiton magdalenensis* in the process of egg-laying. The position of the ovary, albumen glands, and oviducts is shown in stippled outline.

It is difficult to find *Ischnochiton* in the act of egg-laying, and the observations I have made along this line are few in number. They have never bred in captivity, and the process in the normal state is completed usually before daylight. Upon one occasion only I have seen the method. It was in the early dawn and several specimens were found out of water, having been left by the retreating tide, a fact which probably accounts for their tardiness, since all the submerged ones had laid. In each case the females were attached to rocks, with the posterior half of the body protruded above the sand. The free edges of the foot were expanded in such a way that they sent wing-like processes across the gill furrows to the mantle. The gills thus occupied tubular cavities, the ends of which were open owing to a slight elevation of the posterior border of the mantle. The egg strings had issued through the tubes thus formed, and several

specimens that continued laying in the laboratory showed the rate to be 7 inches per hour, occupying, if this rate be normal and uniform, nearly five hours in laying egg strings 31 inches long.

In many cases the strings are found in the greatest profusion attached to the seaweeds (fucus, corallines etc.) that cover the rocks in this region. It may be that they were placed there directly, or were washed into this position; I cannot say which method obtains, but I am inclined to the latter, since the Chiton when laying in the aquarium are perfectly quiet. The egg strings are not fastened, simply caught on the leaves and stems, and the heavy waves wash them away and break them into fragments so that it is scarcely possible on the next day to find pieces longer than one or two inches, and after a week has elapsed almost all traces have disappeared.

The Chitons along a considerable extent of coast, lay on the same day. For example, on the morning of June 9th eggs were found along a quarter of a mile of coast; on June 13th over a somewhat larger area; and on the 23rd for more than a mile. In each case a large number of specimens were examined and all were found to have shed their genital products. In tide pools, as I once observed, females of *Mopalia lignosa*, though distant several feet from the males, will lay almost as soon as the sperm diffuses to them: the same is true of a species of Polychaete (probably *Cirratulus*) of the west coast. It may be that in the case of *Ischnochiton* one of the reasons the eggs are laid at the same time in such definite localities is owing to the diffusion of sperm by the tidal currents, though the fact that all are subjected to similar conditions, e. g. quietness of water, time of month or year, temperature, must be of high importance.

By compressing portions of the egg string one half inch in length under a ruled cover glass, and counting the eggs, a very close estimate of the total number laid by each individual may be made. This was done in several cases, and gave 821, 935, and 1561 as the lowest, average and highest number. Considering that every Chiton lays two strings each with an average length of 31 inches, the total number of eggs laid in the above examples is 101 804, 115 940 and 193 564.

Despite the fact that such a vast number of eggs are laid, only a very few develop into adult Chiton. A careful search six months after the egg laying season will reveal but a relatively small number of the young, which by this time have reached a total length of about 8 mm. What has been said for *Ischnochiton* in this connection, bears

with equal force in the case of *Katharina*. In some places in the vicinity of Monterey Bay the rocks are literally covered with the adults, and the number of eggs laid by every female must be fully twice¹⁾ the average number of eggs laid by *Ischnochiton*, yet the following winter or spring shows a surprisingly small number of young specimens.

The development proceeds with considerable rapidity. Twenty-four hours after the eggs are laid the larvae commence to rotate within the egg membranes; six days later they break through the chorion and swim about freely for a period lasting from fifteen minutes to two hours. After this time they settle on the rocks and seaweeds and undergoing a slight metamorphosis during the next ten or twelve days they assume the external characters of the adult.

3. Methods.

Several methods of killing and fixing have been tried, by which the albumen in which the eggs are imbedded would not shrink when brought into alcohol. With the usual methods this shrinkage occurs, and the eggs become so contorted that the material is almost useless. FLEMING'S fluid gave excellent results. Specimens were killed and fixed for about six hours, and were then washed in water for about two hours more. By this time the albumen ceases to be viscid, and assumes a consistency like that of coagulated white of egg. The chorion has delicate forked processes projecting from it (Fig. A) to which the albumen strongly adheres, and upon stretching this latter with needles, the projections remaining fixed, the chorion splits at right angles to the tension and the egg drops out. By simply splitting the string longitudinally with a fine needle hundreds of eggs per minute may be freed from their membranes. They are then washed for another hour in water, run through the different grades of alcohol, and permanently preserved in 90% alcohol. Eggs killed in this way afford in direct sunlight wonderfully fine surface views. They are perfectly opaque, black as ebony, resting nuclei are fairly clear, and mitotic figures are often indicated, and owing to the full round outlines of the cells their boundaries come out with the greatest distinctness, rendering the relations of the cells in general of comparatively

1) I have made an approximate estimate of the number of ripe eggs in the ovary of *Katharina*, and I believe the above assertion is not far from correct.

easy interpretation. Under certain circumstances the cell boundaries appear clearer when the egg is some shade of brown. In such cases treatment with hydrogen peroxide brings about the desired result.

For study the eggs are brought into a watch glass, and are prevented from rolling by placing in with them some finely cut camel's hair. In this way the eggs remain in position, and free hand drawings are readily made.

Picro-sulphuric and picro-acetic also gave excellent results, especially the latter, but eggs must be kept in these fluids for five or six hours, otherwise the eggs are so broken or distorted by the process of teasing out, that their study is unprofitable; but after a period of six hours the albumen assumes a condition somewhat similar to that produced by FLEMMING's fluid, and the eggs may then be rid of their membranes. This latter process is rather slow after these fluids, but it may be done at any time within two weeks if the eggs are kept in a mixture of equal parts of 95% alcohol and 4% formalin.

For surface views DELAFIELD's haematoxylin with a light secondary stain of eosin gave the best results. Sections were made in paraffine and stained in DELAFIELD or BIONDI-EHRLICH. In running whole embryos through a clearing agent, care must be exercised not to put them at once into one of high diffusibility, e. g. xylol, which reagent splits the cells asunder. Cedar oil answered best in all cases. In surface views the nuclei stained with DELAFIELD's haematoxylin are quite distinct, but the eggs are filled with a finely granular yolk that often gives an indistinctness to the cell boundaries in later stages, and it is a tedious process to determine them; but by combining the study of eggs killed in FLEMMING's fluid, where the boundaries are clear, with a study of stained preparations a perfect interpretation is possible.

4. General Sketch of Development.

The cleavage of *Ischnochiton* is total, nearly equal, and the early cleavages conform to the radial type. The relation of the first two cleavage planes to the axes of the future embryo could not be determined, since definite landmarks are lacking until the 28 cell stage. Three quartettes of ectomeres are cut off from the macromeres and these constitute the entire ectoblast. The mesoblast forms from the left posterior macromere at its fourth division, and the

remaining products of this quartette and the macromeres constitute the entoderm.

Up to the formation of the mesoblast in the 72 cell stage a perfect radial symmetry exists. At this time however certain divisions in the posterior second quartette (first somatoblast) arise which to some extent destroy it, but in the upper hemisphere, on the other hand, radial symmetry persists until at least 150 cells are formed. Bilateral symmetry appears therefore at a rather late stage in the development, and after its appearance the transition from the radial to the bilateral condition is slow; in fact traces of the former persist until the close of the free swimming period.

Gastrulation occurs almost entirely by invagination, which proceeds most rapidly on the anterior side of the blastopore where the cells are smaller. In the rapid movement of this process the mesoblast becomes pushed backward, almost posterior to the archenteric wall, and with the shifting invagination on the posterior side practically ceases, while it continues on the anterior side with unabated vigor. Rapid cell divisions now arise on the posterior side of the embryo in the ectodermal cells whereby the distance between the posterior borders of the blastopore and prototroch on the dorsal side becomes constantly increased. In proportion as this increase takes place a corresponding decrease of the surface between the anterior border of the blastopore and prototroch occurs by means of the invagination process. Finally the ectodermal tract between the blastopore and velum enters into the formation of the stomodaeum, and the mouth consequently comes to lie immediately behind the prototroch.

During the first stages of the shifting of the embryonic axes, the prototroch, consisting of thirty-four cells arranged in a double row around the embryo, becomes ciliated. As in the Annelids, a gap at first occurs on the dorsal side, but this is filled by two cells from the anterior hemisphere. This organ continues functional until after the free swimming stage is passed, when it becomes pushed out of its position and is cast away.

By a slight invagination a few cells in the centre of the anterior hemisphere sink in a short distance and become attached to the cerebral ganglia, which arise as two ectoblastic thickenings in the head vesicle (Fig. 48). From the bottom of this depression two compound flagella arise, the whole structure forming the apical sense organ.

On the ventral side just posterior to the mouth the foot arises

as a median undivided protuberance. It probably is formed to a slight extent by the second and third quartettes of the anterior side of the embryo, and to a greater degree by these same quartettes of the posterior side which have grown round to form the ventral surface. On its anterior edge arises the opening of the "foot gland" (KOWALEVSKI), an organ probably similar, in function at least, to its namesake in other Molluscs.

About the time of the formation of the foot the first indication of a shell appears on the dorsal surface, consisting of rows of cells which are destined to secrete the calcareous salts alternating with large cells apparently containing some mucous-like secretion. A cuticle forms above this region in which the valves of the shell and the spicules of the mantle are deposited. This shell is a cuticular structure constituting the tegmentum, the articulamentum arising much later. At first it occupies a position posterior to the prototroch but gradually it extends on to the head vesicle and finally its anterior borders occupy a position but little posterior to the apical sense organ.

The larva which escapes from the membranes before the calcareous portion of the shell commences to appear has much the appearance of the adult, the hemispherical form of the head vesicle constituting the most apparent difference. This gradually flattens however and ultimately forms the proboscis and the anterior part of the mantle furrow in the manner indicated by the figures. This change completes the essential features of the metamorphosis.

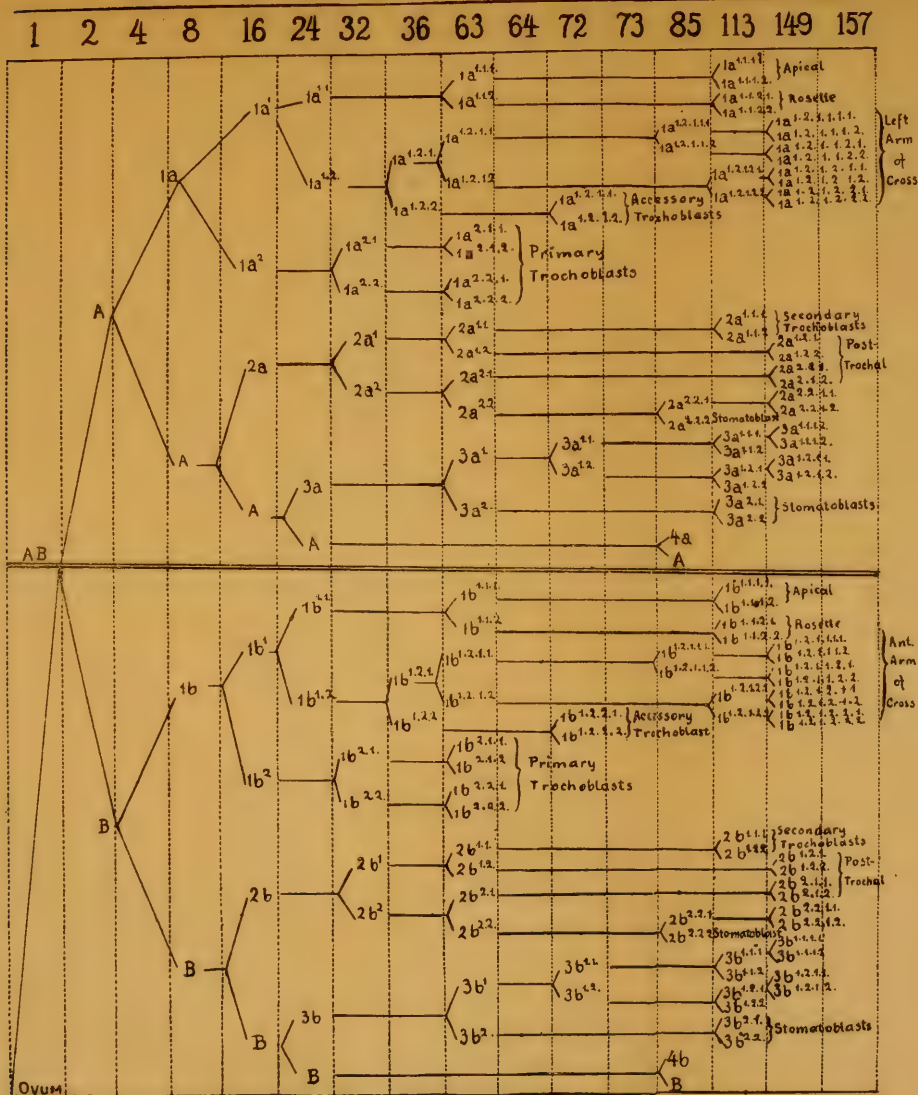
The parts the various quartettes play in the developmental processes are given in the inserted table.

5. Nomenclature.

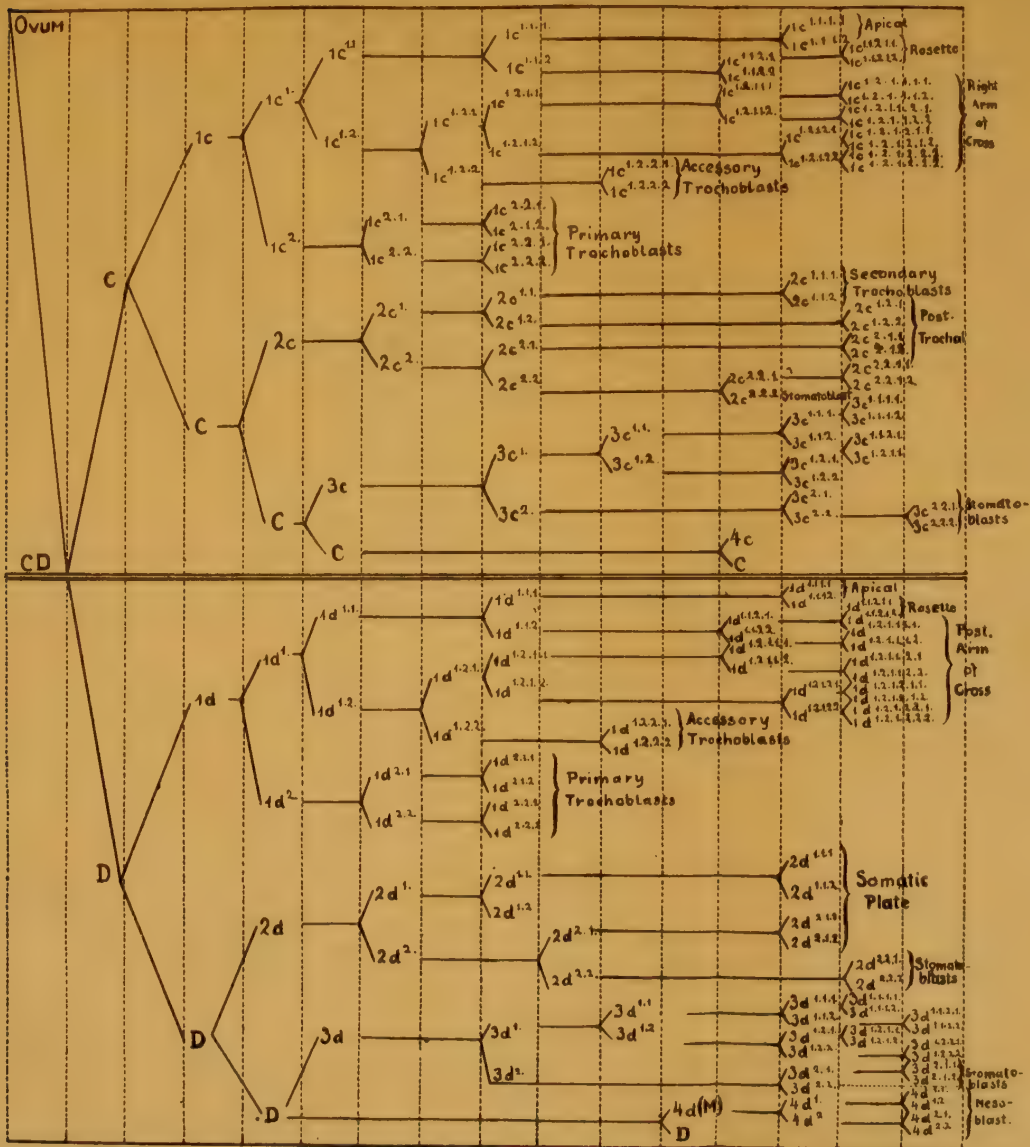
Throughout I have used CONKLIN's modification of WILSON's system of nomenclature in which the first quartette of micromeres and all their derivatives are designated by the coefficient 1 ($1a$, $1d$, $1a^{1.2}$, $1c^{2.3}$ etc.), the second quartette and its progeny by the coefficient 2 ($2a$, $2d$, $2c^{3.1}$ etc.) the third quartette by the coefficient 3 ($3a$, $3d$ etc.), and the fourth quartette by 4 ($4a$, $4d$ etc.).

"The animal and vegetal poles are considered the fixed points in the egg. In the ectoblast the stem or parent cell is in all cases the upper one. The stem cell in the entoblast and mesoblast is in every case the lower one. If, in any case, the cleavage is meridional (an exceedingly rare thing) the right moiety is considered the stem

TABLE OF THE CELL-LINEAGE OF ISCHNOCHITON.



1



cell. The terms right and left are employed in the usual sense, i. e., right is clockwise, left is anti-clockwise. A cleavage is oblique to the right or, following LILLIE ('95) dextiotropic, when the upper moiety lies to the right of the lower; it is oblique to the left, or leiotropic, when the upper moiety lies to the left of the lower."

I. The Unsegmented Ovum (Fig. 1).

The ovum of *I. magdalenensis* varies in color from light pink to pinkish gray. It is perfectly spherical and measures exclusive of the chorion 0.4 mm in diameter. It is densely packed with a finely granular yolk that renders it perfectly opaque, making observations very difficult on the living egg. The protoplasmic portion at the animal pole is very slightly developed and is to be determined by sections only. The cleavage nucleus is slightly eccentric lying on the side toward the animal pole, and is characterized by a finely granular chromatin network suspended in a relatively abundant achromatic substance. This feature of the nucleus is the same for all cells during a considerable period of the ontogeny and often renders it difficult if not impossible to follow some of the phases of development of the entodermal cells, a difficulty that is not lessened by the abundance of yolk.

Two polar bodies are formed and the chromatin of the first one occasionally redivides, though in no case have I seen the division affect the cytoplasm. The chromatin consists of densely aggregated irregular knots staining intensely, while the cytoplasm is perfectly transparent and is little if at all stained by logwood dyes. In stripping the chorion from these eggs the polar bodies are usually dislodged, although normally they persist at least until the 160 cell stage.

Each egg is enclosed in a chorion bristling with many fork-like processes (Fig. 1) almost exactly identical to those figured by KOWALEVSKI for *Chiton polii*. It is much thinner than the chorion of *Mopalia lignosa* or *Katharina tunicata* whose eggs are laid singly, but the albumen in which the eggs are embedded no doubt acts as an additional protective envelope.

I have taken up the study of the oogenesis only in a general way, but there seems little doubt but that GARNAULT's observations on the formation of the chorion are correct. This structure is accordingly the metamorphosed follicular epithelium, and not a product

of the egg itself. On the other hand a delicate viteline membrane is present in the fertilized egg and also, I believe, in the unfertilized ones.

The individuals that laid in the aquarium were brought from a point three or four miles distant from the laboratory. In their transportation the water was changed several times. The eggs subsequently laid in the aquarium with relatively few exceptions did not develop, from which I conclude that the sperm were in the sea water and were removed in changing it, whence it probably follows fertilization takes place outside of the body¹). This method of fertilization is described by METCALF ('93) for *Chiton marmoratus* and *C. squamosus*, and I have noticed it in the case of *Mopalia lignosa*.

Some of the specimens were killed while laying, and the eggs in the ovary showed what I believe to be the first maturation spindle in process of formation. It is surrounded by a small protoplasmic area while the remainder of the egg is uniformly filled with yolk. The spindle is of very small size being but about one ninth the diameter of the egg.

II. The Primary Cleavages.

1. First Cleavage, 2 cells (Fig. 1).

Basing my observations on those *Chiton* that laid in the aquarium, two hours and ten minutes elapse from fertilization to the first cleavage. After this period a slight flattening appears at the animal pole which is followed by the formation of a furrow rapidly encircling the egg. This divides the ovum in about ten minutes. At this time the two blastomeres are somewhat spherical but they soon become so pressed together that they are almost perfect hemispheres; indeed in the living egg it is often difficult to make out the boundary between the two. By this division two cells result one of which is larger than the other, but this difference in size is usually very slight, and often it is impossible to detect any inequality.

I have taken much pains to attempt to determine whether this difference in the masses of these blastomeres is correlated with the more rapid development of the posterior quadrants, but have found no constant feature which would enable me to orient the egg in these

1) The eggs that were fertilized developed normally, proving that the environment was normal.

early stages. That an early differentiation occurs appears probable, but the landmarks up to the 32 cell stage are of too uncertain a nature to give any definite answer to the question, and hence I am unable to state that this larger cell contains the material of the 1st and 2nd somatoblasts, as in *Nereis*, *Unio*, *Amphitrite* etc. The spindle that initiated this cleavage is fully half of the diameter of the egg in length, while the one giving rise to the first polar body is one-ninth the egg's diameter.

2. Second Cleavage, 4 cells (Figs. 2—4).

In about half an hour the second cleavage furrow appears at right angles to the first and behaving in the same manner divides the egg into four cells. Usually one of these products is slightly larger than the others, and in the drawings I have oriented it so that it corresponds to D in many other forms (*Nereis*, *Unio*, *Crepidula* etc.) but as I have said no definite proof is at present forthcoming that such is the case.

A cross furrow appears that is especially well marked at the animal pole, and on the vegetative pole one is present at right angles to the first, but the cells forming it are simply in gentle contact. This feature persists for a considerable period in many eggs, affording an excellent means of orienting the blastomeres and relating the first and second cleavage planes to the axes of the embryo. In *Ischnochiton* however in the transition from the four to the eight cell stage it ceases to be definite enough to be used as a landmark, and hence I am ignorant of the relation of the four cell embryo to the adult.

I have not taken up the minuter processes of cell division, but one matter calls for remark. Previous to the division of the cell I have often noticed that the two centrosomes come to lie on opposite sides of the nucleus, and the fibres radiating from them often indent the nuclear membrane as in Fig. 8. The process is very similar to that figured by WATASE ('90) in his study of the Cephalopod cleavage, and it appears to be characteristic of other Mollusca.

III. The Formation of the Ectoblast.

1. First Quartette of Ectomeres, 8 cells (Figs. 5. 6).

The next division gives rise in a dextrotropic direction to four cells, the first quartette of ectomeres. The spindles which introduce this cleavage have their upper ends inclined to the right, and usually

a distinct bulging of the upper right hand side of the cells occurs before the division is completed. When the blastomeres are formed they will be seen to lie some distance to the right of the parent cells ¹⁾, and therefore partly over the furrows between the macromeres. This shifting occurs principally before the complete division of the cells, although in many cases the central spindle is slightly bent showing that a shifting has occurred after the cells are formed. But this latter stage of the rotation is almost imperceptible, and is not unlike numerous examples which may be noted throughout embryonic development.

2. Formation of Primary Trochoblasts and the Second Quartette of Ectomeres, 16 cells (Figs. 6—9),

In accordance with the law of the alternation of cleavages as formulated by KOFOID ('94) this stage is introduced by a leiotropic division of the first quartette which forms four cells of equal size, termed by WILSON the trochoblasts. Usually at the same time the macromeres cleave in a leiotropic direction forming the second quartette of ectomeres. The spindles giving rise to the trochoblasts and to the second quartette are almost in line with each other, and consequently when the cells are completely formed they lie pressed together between the macromeres on one side and the stem cell of the first quartette on the other.

Since the advent of Professor WILSON's beautiful study of *Nereis* in which for the first time the origin of the prototroch was accurately determined, a number of papers have appeared which greatly advance our knowledge of this organ in other forms. Among Annelids there is *Amphitrite* and *Clymenella* (MEAD), *Podarke* (TREADWELL), *Arenicola* (CHILD), and in Gastropods *Crepidula* (CONKLIN), in which the accurate development of the prototroch is known. And also there are many forms, including Annelids, Gastropods, Polyclades and Chitons, in which there is an essential similarity of origin and behavior of like cells in the early stages. As their later history has not been determined nothing definite may be claimed, yet it appears altogether probable that in this respect they do not differ from the above accurately studied forms. At all events this fact remains, that among

1) In the tables of cleavage I have rigidly adhered to the rules given on page 576, but throughout the descriptions I have used the term parent or stem cell in a looser sense, designating it as the larger of the two products of a cleavage.

Gastropods, Annelids and Chitons, in which the cell lineage has been carefully followed, the prototroch is in part formed from the first division of the first quartette. CONKLIN has already emphasized the fact that there is almost certainly a homology between the trochoblasts of Gastropods and Annelids, and the development of the prototroch of *Ischnochiton* gives greater strength to the view. In fact throughout the development, not only in the behavior of the trochoblasts, but of other cells, we have many striking resemblances that argue strongly for a genetic relationship between Annelids, Gastropods and Chitons.

In *Nereis*, according to WILSON, not all the substance of the trochoblasts enters into the formation of the prototroch. On the other hand MEAD finds that it does in *Amphitrite* and *Clymenella*, as has TREADWELL for *Podarke* and CHILD for *Arenicola*. In Gastropods CONKLIN finds that the two anterior groups of trochoblasts enter into the velum, and possibly this may be said of the posterior also. In *Ischnochiton* the entire substance aids in the formation of the prototroch, but they are not the only locomotor cells from the first quartette¹).

KOWALEVSKI ('83) in his figs. 9 and 13 of the development of *Chiton polii* shows the 16 cell stage very similar to Figs. 8 and 9 of *Ischnochiton*. Without doubt he represents the trochoblasts and their parent cells, the second quartette and macromeres. In the transition from the eight to the sixteen cell stage he determined the origin of the second quartette, but was unable to decide as to the origin of the cells *e*, *e'* etc. (trochoblasts). However, it appeared more probable that in the rhythm of segmentation they arose by the division of the cells corresponding to the first quartette, a view which is undoubtedly correct.

METCALF ('93) represents as 16 cell stage in the development of *Chiton squamosus* and *C. marmoratus* in which the second quartette forms in the usual manner, but the cell which forms as the first product of the first quartette arises in a dextrotropic direction which is the reverse of what we find in Polyclades, Annelids and dextrally twisted Gastropods²).

1) In accordance with MEAD I shall term the cells forming from the first quartette and corresponding to the trochoblasts of Annelids, the primary trochoblasts.

2) Professor METCALF kindly informs me that his conclusion was based on a few eggs which showed a distinct bulging on the lower

Regarding the second quartette cells little remains to be said at this point; all are of essentially the same size, the one giving rise to the first somatoblast being no larger than the rest. Their history will be more fully considered in special sections. At present it may be said that they are of great importance in the development of the embryo and also that their destinies are most diverse, entering as they do into the formation of the subumbrella ectoderm, the stomodaeum, the shell, foot and possibly the nervous system.

3. Formation of Apicals and the Third and last Quartette of Ectomeres, 24 cells (Figs. 9—12).

In this cleavage also there are eight new cells formed, four from a cleavage of the large first quartette micromeres wherein the newly formed products lie radially disposed about the animal pole (Figs. 9, 13) and four from a division of the macromeres giving rise to the third quartette (Figs. 10, 11). The first cells mentioned arise in a dextrotropic division and constitute the apicals. These are relatively smaller than the corresponding cells in Annelids and Molluscs, and their parent cells, the intermediate girdle cells of Annelids, are much larger than in any other form. In certain specimens the apical series sinks below the general surface, and in some cases when greatly crowded by the large surrounding parent cells they disappear almost entirely from view, but at or before their next division they commence to emerge again, and ultimately become level with the other cells of the upper hemisphere. It reminds one of similar movements in the rosette series of Annelids, and of the so-called invagination at the animal pole of *Neritina*.

As just said, the cells corresponding to the intermediate girdle cells are relatively very large, while in Annelids they are of the same size or smaller than the apicals to which they give rise, and as will appear later, it is partly owing to this fact that the cross as it appears in Gastropods is not forthcoming in the same cells in Annelids.

Up to this time three quartettes have separated from the macromeres; the cells of the first and second are of about the same size, those of the third considerably larger than either, and the macromeres

left hand side of the first quartette cells. The eggs were too opaque to allow the spindles to be seen and therefore this bulging was considered to be an indication of division. Consequently it seems to me quite probable that these cells in their formation do not form an exception to the alternation of cleavages.

are probably no larger than either of the first two. All contain yolk in about the same relative quantity, and for this reason the free surfaces of the cells always stand out round and full, in marked contrast to the ectodermal cells of this same stage in embryos in which the polar differentiation is strongly marked.

4. Division of Primary Trochoblasts; Formation of Accessory Primary Trochoblasts; First Cleavage of the Second Quartette, 36 cells (Figs. 13, 14, 15).

The primary trochoblasts were formed at practically the same time as the second quartette and in this cleavage both sets of cells divide at almost the same time. The former segments dextrotropically, the two resulting cells occupying the same position as did the parent cell (Figs. 13, 15). The second quartette also divides dextrotropically into a lower larger and upper smaller cell, which group also retains the original position of the mother cell, though at times a slight shifting to the right occurs in the upper product.

About this time the parent cells of the trochoblasts and the apical series (Figs. 14, 15) are seen to be in the process of division. For some time I looked upon them as the cells corresponding to the basal cells of the Molluscan cross ($1a^{1,2}$, etc. of *Crepidula*) and hence considered that this division would result, as in *Crepidula*, in the formation of the median and basal cross cells proper, but a more careful study has shown this to be incorrect for the cells that form at this division are true trochoblasts, the second set formed from the first quartette. These cells have formed by a leiotropic division and lie closely wedged in between the parent cell and the two trochoblasts of each quadrant. The first quartette of ectomeres therefore gives rise to the primary trochoblasts, and this third division produces cells which I shall term the accessory trochoblasts. Strictly speaking these accessory cells are just as much to be considered primary as are those produced at the first division of the first quartette, but I shall let this be tacitly understood and therefore speak of them simply as accessory trochoblasts. Also I have used the term accessory in view of the fact that these cells form but half the number of cells produced by the primary trochoblasts, that is to say, the primary trochoblasts give rise to four cells in each quadrant while the accessory form two. These latter cells appear from the start similar to the primary trochoblasts, and throughout their development they are alike in all essential regards.

The fuller significance of this cleavage will be considered in the section on the Molluscan cross, though it may be added in this connection that the parent cells of the accessory trochoblasts are now to be considered as the basal cells of the cross, since in their future history they bear a remarkable likeness to the cross cells in the Gastropod.

5. Formation of Tertiary Stomatoblasts; Cleavage of Apicals; Origin of Secondary Trochoblasts (Tip Cells); Division of Basals; Second Cleavage of Primary Trochoblasts; Formation of left Post-Trochal Cells, 63 cells (Figs. 16, 17).

About this time a leiotropic division occurs in each cell of the third quartette by which four cells are formed about one third the size of the parent cell (Fig. 16). Immediately after their formation they show most clearly their leiotropic position, crowding onto the territory of the second quartette and macromere of the next quadrant, but very rapidly they adjust themselves symmetrically in the angles between the macromeres (Figs. 20, 22). These cells form by far the greater part of the stomodaeum, and following WILSON I shall term them stomatoblasts. This designation in the case of *Nereis* however was applied to second quartette cells which in *Ischnochiton* also enter the stomodaeum, and in view of this fact I have designated both sets of cells stomatoblasts, speaking of them either as second or third quartette stomatoblasts as the case may be. All these third quartette stomatoblasts appear of about the same size, although later it will be noted that the size of the two posterior exceeds that of the anterior, which aids very materially in bringing about marked changes in the form of the embryo.

The 44 cell stage is ushered in by the division of the apicals (Fig. 14). In some cases the spindles are perfectly meridional, but the division is invariably leiotropic. The area of the "rosette series" is thus increased but its relative position remains the same and this is true as far as its history has been traced, the tips of its arms always maintaining the same axial relations with the accessory trochoblasts.

The next division affects the upper cell of the second quartette (Fig. 16). By a leiotropic cleavage it divides into a triangular cell lying to the left and somewhat above the remaining narrow rectangular one. The upper cell is the tip cell of the cross, and is a

secondary trochoblast of MEAD, a term which I shall adopt. The remaining cell $2a^{1,2}$ etc., in *Amphitrite* forms two cells one of which also enters the functional prototroch. This latter feature does not appear in *Ischnochiton*, though it will be seen that the history of this cell is very intimately bound up with that of the prototroch. It enters into the formation of a "supporting layer" of the velum, a third row of cells lying below the two upper functional prototrochal rows¹). I am not certain that this lower layer becomes ciliated, as the movements of the huge velar cilia prevent all observation in a living state. If cilia be present they must be very delicate, and in preserved specimens the killing agents give results too uncertain to be relied upon.

The following division forms the basal cell proper of the Molluscan cross and the median cell (Figs. 16, 17). The spindle is perfectly radial and all the divisions occur, with slight irregularities, at the same time, and the products formed are similar in each quadrant, there being now no peculiarity of the posterior arm as in *Crepidula*. At this stage therefore the cross is perfectly symmetrical with three cells in each arm which lie in the antero-posterior axis and 90° removed.

Each of the primary trochoblasts cleaves simultaneously giving rise to four cells in each quadrant (Figs. 16, 17). The direction of the cleavage is leiotropic and there is little subsequent shifting. This is the last division that ever occurs in these cells.

In all but the posterior quadrant the cells $2a^2$, etc. cleave in a leiotropic direction to form a cell which like $2a^{1,2}$, etc. enters into the formation of the supporting layer of the velum. These cells are in very intimate relation with the secondary trochoblasts and at the time of their formation give evidence of entering the velum, but as the tip cells place themselves in their final position they become situated below the prototroch forming a third row.

6. Posterior Secondary Stomatoblast, 64 cells (Fig. 18).

At this juncture a spindle arises in $2d^2$ and a cell forms in a leiotropic direction whose future history shows it to be a secondary stomatoblast. It is in intimate contact with the mesoblast (posterior

1) Cells having the same origin and much the same relations arise in *Nereis*, according to WILSON, and are designated the post-trochal cells. They will receive attention in the consideration of the development of the second quartette.

fourth quartette) and possesses as regards position the character of the other secondary stomatoblasts which arise somewhat later than the posterior. There are however some important features which distinguish this stomatoblast from those of the other three quadrants, and I have reserved a consideration of its characteristics for the section on the anachronism of cleavage.

7. Second Cleavage of Third Quartette; Division of Accessory Trochoblasts, 72 cells (Figs. 20, 21).

The upper products of the third quartette are the next cells to divide. In each the spindle is perfectly horizontal and the resulting cleavage produces two cells of equal size. This is the first of a series of cell divisions in which the spindles inaugurating the division lie at right angles to those of the preceding cleavage (Fig. 21).

The spindles form in the posterior quadrants and the cell divisions occur slightly in advance of those of the anterior (Fig. 20)¹).

The only division which the accessory trochoblasts undergo occurs at this stage. The spindles arise simultaneously and placing themselves in a dextrotropic position divide each cell in two equal halves (Fig. 21). The primary trochoblasts now number six in each quadrant, and with the exception of an increased external surface they occupy the same position as at their formation.

IV. Formation of Mesoblast and Entoblast.

1. Primary Mesoblast, 73 cells (Fig. 22).

The mesoblast arises from the posterior macromere by a cleavage in which the spindle is generally slightly leiotropic (Fig. 22), though in many cases it assumes a perfectly radial position. Usually as a result of the division by far the greater part of the substance of the macromere forms the mesoblast, the remainder, D, being often scarcely larger than the full formed mesoblast nucleus. In other cases the macromere is a relatively long and slender cell extending for a considerable distance into the egg.

At the time when the mesoblast forms it becomes shifted in some unaccountable way slightly to the right; the third quartette stomatoblast $3c^2$ becomes somewhat smaller superficially and the outer border

1) Fig. 20 is almost an exact copy of KOWALEVSKI's fig. 14 which represents the vegetative pole. METCALF is therefore probably in error in believing that this is a figure of the animal pole.

of $3d^2$ becomes lengthened. Later a perfectly symmetrical condition arises which continues henceforth.

In this case it is most obvious that the mesoblast is modified from the entoderm. It arises a little earlier than the other members of the fourth quartette and is comparatively larger, but the general features of its origin and position are unmistakable.

MEAD urges that the mesoblast arises at the ideal 64 cell stage, and while this appears to be correct many modifications exist which destroy this typical condition. In such forms as *Crepidula* the ectoblast is slow in its development and the mesoblast arises at the 25 cell stage, and all conditions exist between this extreme and *Ischnochiton* where the mesoblast arises as the 73rd cell. These modifications have probably arisen from various causes, such as the accumulation of yolk and precocious segregation, but the most remarkable fact of it all is that despite these acquired characters the mesoblast in Annelids and Molluscs arises at the fourth division of the posterior macromere.

In this connection it is important to note that in *Ischnochiton* there is another addition to the rapidly increasing list of forms in which the main structural details of development are similar. Among Annelids, flatworms and Molluscs, save Cephalopods, the first three quartettes of cells give rise to the entire future ectoblast, and at the next division of the left posterior macromere the primary mesoblast arises, while the remaining cells of the fourth quartette and the macromeres form entoblast. And these remarkable resemblances do not cease at this point but continue more or less clearly defined as far as the development may be followed. Their fuller significance therefore will be considered when these later phases have been described and the evidence is all in.

Also the form of the future embryo and larva are at this time outlined, the protoblasts of all the more important regions and organs of the body being present. This is shown in the following table which is here introduced that it may render more intelligible the relation of the various quartettes and the part they play in the development.

V. History of the First Quartette.

As will be remembered the first quartette of ectomeres gives rise to the head vesicle, the apical sense organ, cerebral ganglia, and a portion of the prototroch. There are no head kidneys.

First Quartette of Ectomeres	Second Quartette of Ectomeres	Third Quartette of Ectomeres	Mesomere	Entomeres
1. Primary and accessory trochoblasts. 2. Apical sense organ. 3. Cerebral ganglia. 4. Molluscan cross and rosette series. 5. General ectoblast of upper hemisphere. 6. The proboscis of the adult. 7. Major portion of the first valve of shell. 8. Mantle and mantle furrow in region of 6 and 7.	1. Secondary trochoblasts. 2. First somatoblast. 3. Portions of shell and foot. 4. General ectoblast lateral to mouth. 5. Stomatoblasts. 6. Post-trochal cells forming the "supporting layer" of the velum.	1. Stomatoblasts. 2. Lateral regions of the shell, probably. 3. Lateral regions of the foot. 4. Larger portion of general trunk ectoblast (diagram E).	Mesoblast bands.	Mesenteron

CONKLIN ('97) has shown in *Crepidula* that some of the products of the first quartette (part of the posterior arm of the cross) pass down into the posterior hemisphere. MEAD finds the same thing to be true in *Amphitrite*, though probably to a less extent. In *Ischnochiton* on the other hand cells of the first quartette becoming ciliated aid in filling up the posterior gap in the prototroch, but none pass below it. Hence in a consideration of this quartette we deal with the anterior hemisphere whose lower boundary is the posterior border of the prototroch.

For purposes of convenience the tip cells of the cross, since they enter into the formation of the velum, will be considered in this connection though it should be borne in mind they are second quartette cells.

1. Trochoblasts and Tip Cells; Formation of Prototroch.

To recapitulate briefly, the first division of the first quartette gives rise leiotropically to the primary trochoblasts (Fig. 7). These are formed at the same time as the second quartette and with these latter cells alternate about the equator of the embryo. The next division affecting these blastomeres occurs in the 32 cell stage when each cell cleaves dextiotropically into two products of equal size. Almost immediately after this cleavage each of the four cells of the first quartette, corresponding to the intermediate girdle cells of Annelids (*1a*^{1,2} etc.), divides in a leiotropic direction, giving rise to a cell which lies to the left of the two primary trochoblasts of each quadrant (Fig. 15). Of about the same size as either primary trochoblast it also subsequently undergoes similar changes and finally enters

the functional prototroch: for this reason I have designated them the accessory trochoblasts. Each of the primary trochoblasts at the 63 cell stage divides in a leiotropic direction giving rise to a group of four cells in each quadrant, occupying about the same position held by the parent cells. Somewhat later the accessory cells divide in a dextrotropic direction forming two cells in each quadrant. These occupy the space between their parent cells (*1a* ¹ *2.1* etc.), which now correspond to the basal cells of the cross in Gastropods, and the primary trochoblasts.

Meanwhile changes are going on in the second quartette by means of which certain cells are formed that also enter into the formation of the functional prototroch. When the embryo consists of 32 blastomeres each of the cells of the second quartette by a dextrotropic division cleaves into two cells; the upper right hand one in the 63 cell stage dividing again forms the tip cell of the cross.

In quadrants *A*, *B* and *C* each of these tip cells divides by an almost meridional cleavage into two equal products which ultimately becoming ciliated enter into the functional velum. In quadrant *D* on the other hand the same division of the tip cell occurs, yet the cells, before the prototroch becomes functional, are drawn below the level of that organ and losing their original function they enter into the formation of the ventral plate. In this way a posterior gap occurs similar in all respects to the prototrochal gap of Annelids.

All the cells of the prototroch are now formed and comprise eight accessory, sixteen primary and six secondary trochoblasts, thirty cells in all. As will be seen, two cells, products of the median cell of the cross, becoming ciliated aid in filling the posterior gap, but their function is secondarily acquired and ought not, strictly speaking, to be included in the primitive velum.

In the incipient stages of its formation the prototroch consists of an irregular band of cells encircling the embryo. The tip cells lie below the level of the future velum, and the remaining cells are also somewhat out of line. All the cells are bold and round in outline and their exposed surfaces are apparently greater than at any period until their degeneration sets in. Nevertheless very shortly after its formation, in fact even before it is fully formed, the prototroch commences to assume those features which characterize the later stages of its history, and certain movements of a migratory character are met with among the cells which work out decided changes in the relation and position of the velum. Attention has already been called

to the fact that when the tip cells are formed each is in contact with the trochoblasts of the first quartette of adjacent quadrants, and consequently the groups of cells which are to enter into the formation of the prototroch form a ring about the embryo broken at one point on its posterior side. During their subsequent division these groups maintain essentially the same position, and when every cell that is to enter into the formation of the velum is present the relations are practically unchanged. But in the functional condition the prototrochal

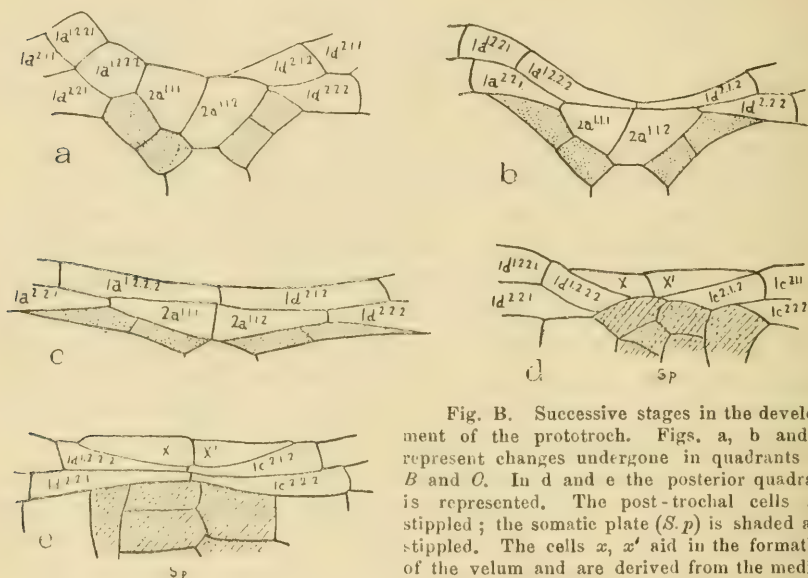


Fig. B. Successive stages in the development of the prototroch. Figs. a, b and c represent changes undergone in quadrants A, B and C. In d and e the posterior quadrant is represented. The post-trochal cells are stippled; the somatic plate (Sp) is shaded and stippled. The cells x, x' aid in the formation of the velum and are derived from the median cell of the cross.

cells form two rows encircling the embryo, while in diagram B or Fig. 27 the prototroch is two cells wide as regards the first quartette trochoblasts but only one row wide in the second (tip cells). The method by which the completed condition arises is most interesting and affords a phase of cell dynamics that is not easily explained by simple mechanical principles.

In diagram Ba, it will be seen that a cell of the present lower row $1a^{1.2.2.2}$ is in contact with the right tip cell $2a^{1.1.1}$. Subsequently it belongs to the upper row (c, diagram B) while $1a^{2.2.1}$ and $1d^{2.2.2}$ will come to lie in contact with the right and left tip cells respectively which are situated in the lower row. The movements are not brought about by a simple shifting of the cells in question

alone, but is a more profound movement that extends itself into other sets of cells.

First, regarding the method by which $1a^{1.2.2.2}$ and $1d^{2.1.2}$ come in contact. In their early stages these cells are cuboidal in shape (Figs. 26, 27) but shortly after the division to form the tip cells they will be seen to become somewhat elongated on the side next the tip cells and their angles on that side will become more and more acute (compare a and b, diagram B). In other words they become wedge-shaped with the pointed ends tending to come in contact with each other. This movement and change of shape becomes more marked, and they seemingly pry apart the cells of the first quartette (some median cells of the cross), and the tip cells lying below them. Generally this change of shape affects the entire cell, but frequently the wedge-like portion includes but half the cell, the remaining half appearing as a more or less globular mass. The appearance may be compared to an amoeba with one pseudopodium which pushing out ultimately comes in contact with a like process from a neighboring cell. Some specimens show the processes to be extremely slender, sometimes requiring careful focussing to observe them, but after the two cells come in contact they gradually assume a rectangular form which they retain throughout development. By this means spaces nearly or quite as wide as the upper border of the tip cells are bridged in three quadrants. The upper row of the velum is now complete, and consists throughout of first quartette trochoblasts (diagram B, c).

In the meantime changes have occurred which produce a continuous lower row in which $1a^{2.2.1}$ and $1d^{2.2.2}$ are in contact with the tip cells. In the earlier stages these latter cells are isolated from any of the lower row, but two series of movements bring about the final continuity. The most important are the changes undergone by the tip cells. As a general thing they are more or less triangular with their bases in contact, and their apices directed outward toward the cells of the lower row. They always remain connected in this manner, but as the embryo develops the bases become smaller and the altitude greater, by which means the apices lie much nearer the cells $1a^{2.2.1}$ and $1d^{2.2.2}$. This will be made more clear by a comparison of a and b, diagram B. At the same time a movement generally occurs in the lower row of primary trochoblasts by which the cells become more or less rectangular. Frequently the extremities of $1a^{2.2.1}$ and $1d^{2.2.2}$ lying next to the secondary trochoblasts become sharply

pointed and their apices ultimately meet the advancing tip cells. At first the contact surface between these cells is small, but in a short time it grows broader and becomes as great as the smaller diameter of the cells. Thus by movements of the tip cells and primary trochoblasts the lower row becomes complete.

In the second quartette of the posterior quadrant in the early stages the divisions undergone are much the same as those of the other quadrants, but generally commencing about the time of the division of the tip cell changes occur which cause these latter cells to lie below the line of the prototroch and consequently a gap is produced as wide as the original tip cell.

The movements whereby the upper row of cells is completed are similar to those of the remaining quadrants. They extend themselves across the gap between the upper cells of the somatic plate and the median cross cells lying above, and ultimately come in contact. The contact surface however always remains of smaller area than in the other cases (e, diagram B).

The lower row cells all become flattened from above downward, increasing their long diameters, and the cells $1d^{2.2.1}$ and $1c^{2.2.2}$ assume a wedge-shaped form similar to that of the cells of the upper row. They come in contact with the tip cells, but as these gradually sink into the lower hemisphere they continue to flatten and the apex to advance across their upper surfaces, and gradually, after they have increased to nearly twice their original length, they meet in the median dorsal line. Generally the processes in this case are very slender, and they usually remain in this condition permanently, so that the contact surface is as slight as in the case of the cells of the upper row bridging the gap. Were this condition of affairs to continue the prototroch would be a very feeble structure posteriorly, but it becomes reinforced by two first quartette cells that are derived from the median cell of the cross. The position of these cells may be seen in e, diagram B, or Figs. 45 and 46. Often these latter products divide and the resulting blastomeres arrange themselves in such a way that the prototrochal band is as wide here as in any other part of its course.

When first formed the trochoblasts apparently differ in no way from the remaining cells of the ectoblast, but as development proceeds and they commence to assume their permanent positions they become characterized by features that are found in no other cells of the embryo. Outwardly these changes manifest themselves by a

flattening of the external surface, which takes place to such an extent that at the time when the cells become ciliated they form a constriction about the egg and appear in marked contrast to the remaining ectodermal cells. During this time the trochoblasts have decreased their external, and in many cases increased their internal, surfaces. In other cases the inner and outer surfaces are about equal and at such times the cell appears barrel-shaped in section.

In the interior of the cells after the cilia have become active the cytoplasm shows imbedded in it droplets of various sizes that are probably metabolic products formed as a result of the activity of the cilia. These continue to accumulate for several days until the fluid contents is in excess of the cytoplasmic, and at the free swimming stage the cells become turgid and project above the general surface of the body (Fig. 54). About two days after the embryo has escaped from the chorion the cells, which have been gradually pushed out, burst and are thrown away. For several hours a slight constriction appears where the velum was located but after that time all traces of the organ disappear.

Comparisons.

Among Molluscs the origin of the velum has not hitherto been accurately determined, but in two Gastropods, *Neritina* and especially *Crepidula*, several facts are known which are of the highest interest.

In the first form mentioned, BLOCHMANN ('82) determined that the right and left tip cells enter the velum. In thus becoming secondary trochoblasts they correspond to the few carefully studied Molluscs, and to several Annelids also, but how much farther the resemblance may extend cannot at present be determined, since the development of the remaining portions of the velum is unknown.

In *Crepidula*, on the other hand, much more is known. The two anterior trochoblasts, formed at the first division of the first quartette, become velar cells. Whether the posterior cells are destined to a similar fate has not been determined, but since there is a wide posterior gap in the velum it may be that these cells remain non-functional.

Anteriorly, certain cells from the second quartette derived probably from the tip cell enter the velum, and there is a strong probability that the tip cells of the transverse arms also contribute. These velar cells divide repeatedly and ultimately become relatively small, yet it is obvious that the portion of the velum just described

has probably the same origin as in *Ischnochiton* and, as will be shown, in the Annelids.

The Annelid prototroch consists of a simple band of cells encircling the embryo, composed of relatively few cells whose origin has been determined in several cases. There is a general correspondence throughout, but some modifications have been described whereby the development departs from the general plan. For example, WILSON shows that the prototroch of *Nereis* arises wholly from the primary trochoblasts, 12 of the 16 cells from this source becoming functional. The second quartette accordingly contributes nothing to this structure, although some of its products become post-trochal cells lying below the locomotor organ. This prototroch, and possibly that of *Hydroides*, in which there are 8 cells in the prototroch (WILSON), is much simpler than is ordinarily found in Annelids. And as has been noted, all its cells arise from the primary trochoblasts and therefore from the same cells which enter the velum in *Ischnochiton*.

In *Amphitrite* and *Clymenella* MEAD shows that the primary trochoblasts give rise to 16 cells all of which enter the functional prototroch, and the same fact has been proved to be true in *Podarke* (TREADWELL) and in *Arenicola* (CHILD). The origin, development and fate of these cells is precisely similar to the primary trochoblasts in *Ischnochiton*.

The second quartette in *Amphitrite*, *Clymenella* and *Arenicola* furnishes three cells in each quadrant except the posterior, which enter the prototroch. Two of the three are homologues of the divided tip cell in *Ischnochiton* while the third corresponds to a post-trochal cell. It is to be noted however that while the second quartette supplies a cell which is non-functional in *Ischnochiton*, this latter form furnishes an accessory trochoblast whose homologue is non-functional in the Annelids. The remarkable fact now presents itself, twenty-two of the twenty-five prototrochal cells in *Amphitrite*, *Clymenella*, *Arenicola* and possibly *Podarke* are exactly homologous with the velar cells in *Ischnochiton*. A more complete resemblance it would be difficult to find and I see no other alternative than that it is an indication of a close genetic relationship between the Molluscs and the Annelids.

2. Ectoblastic Cross (Molluscan Cross).

a) Its Formation. Briefly recapitulating, the first division of the first quartette of ectomeres gives rise to the primary trochoblasts;

the second forms an inner set of four cells lying at the animal pole — the apicals; while the parent cells are spoken of in Gastropods as the basal cells of the cross. As regards the basals, however, it will be seen that this terminology will not answer in the case of *Ischnochiton*, since at their next division they do not give rise to cross cells, but to the accessory trochoblasts. After forming these cells the parent cells in position and subsequent history answer to the basal cells of the Molluscan cross.

At about the time when the accessory trochoblasts are formed the upper of the two cells of the second quartette in each quadrant divides, forming the tip cells of the cross (*2a^{1.1}*, etc.). The cross in *Ischnochiton* therefore is composed at this stage of 12 cells, 4 apicals, 4 basals and 4 tip cells. In the 85 cell stage each basal divides equatorially into an inner and outer cell, the basal proper and the median cell of the cross (Fig. 17). The arms of the cross are alike in each quadrant and taper from centre to tip, a condition of affairs that is not disturbed by the subsequent radial division of the basal cells.

In the meantime the 4 apicals have divided into 8 cells, of which 4 lying symmetrically about the animal pole constitute the apical rosette while the 4 peripheral cells are termed the peripheral rosette. This rosette series also forms a cross whose arms lie midway between the arms of the Molluscan cross. The two crosses have hitherto been considered together in Molluscs, but in *Ischnochiton* as the arms of the Molluscan cross become dim and indistinct in outline the rosette series comes into prominence as a distinct and beautifully symmetrical cross whose arms lie wholly in the velar field. The history of these two crosses is so widely different that it seems best to consider them separately in their later stages.

b) Axial Relations. The cross when formed is distinctly dextrotropic, but this condition is somewhat modified by the formation of the peripheral rosette, when the arms of the cross become more radial in position. The tip cells of the cross however usually continue to lie somewhat to the left of the basal cells, but when the primary trochoblasts cleave the second time forming 4 cells in each quadrant the tip cells assume a radial arrangement. This continues through the cleavage of the basal and at least up to the time of the division of the median cells.

In the dextrotropic stage of the cross the long axis of the arms does not coincide with the antero-posterior axis nor with the cor-

responding one passing through the right and left halves of the body. The tip cells lie in these axes but the major portion of the arms lies to the right in each quadrant. But later the radial condition is assumed and the arms become anterior, posterior, right and left, which position they probably permanently retain.

c) Its Occurrence in other Forms. Among the few Gastropods which have been accurately studied a cross is shown to be present and in general appearance, position and history, as far as these have been traced, it is similar to the Chiton cross, and yet the two structures are not homologous. In what does the essential difference consist? In attempting to answer this question it may be well to note that *Ischnochiton* throughout its larval development shows a more primitive character than the Annelids or Gastropods whose cell lineage has been carefully studied, and that its development is more closely related to the Annelids than to the Gastropods. Hence in considering the differences that exist between the Gastropod and Chiton crosses we shall note first the condition of affairs in the Annelids and in this light consider what obtains in the Gastropods, and then if possible bring the various structures into harmony with one another.

In the first place it should be borne in mind that in *Ischnochiton* there are three divisions of the first quartette before the basal cell is formed, and that this latter cell is formed by a leiotropic division in which the accessory trochoblast is also formed.

In *Amphitrite*, as shown by MEAD, the first division of the first quartette of ectomeres gives rise to the trochoblasts. These cells are relatively larger than those in Chiton, appearing fully as large as the parent cells. The second division forms the apicals which are also relatively larger than those we find in *Ischnochiton*. Hence between the formation of the trochoblasts and the apicals the 4 remaining cells, called in Annelids the intermediate girdle cells, are the smallest of the first quartette. This is clearly brought out in diagram C, c, and also by comparing it with the same stage in *Ischnochiton* (C, a). In the diagram the trochoblasts have divided and either product is nearly or fully as large as the intermediate cell, and this latter is invariably smaller than the apical cell of the same quadrant. In *Ischnochiton* on the other hand either of the two trochoblasts in each quadrant is about the same size as an apical cell, and the cell with the same designation as the intermediate cell is nearly or quite as large as the two trochoblasts and the apical taken together. But

great as these differences are there is essentially the same arrangement of cells in each case; the apicals lie at the animal pole and in the angles between them lie the intermediate cells, while at their outer extremities lie the trochoblasts: also, in both, the intermediate cell cleaves leiotropically forming a cell in each quadrant that lies in the gap between the groups of trochoblasts. It is this cell in *Ischnochiton* which forms the accessory trochoblast, and it is important to note that the division forming each is leiotropic.

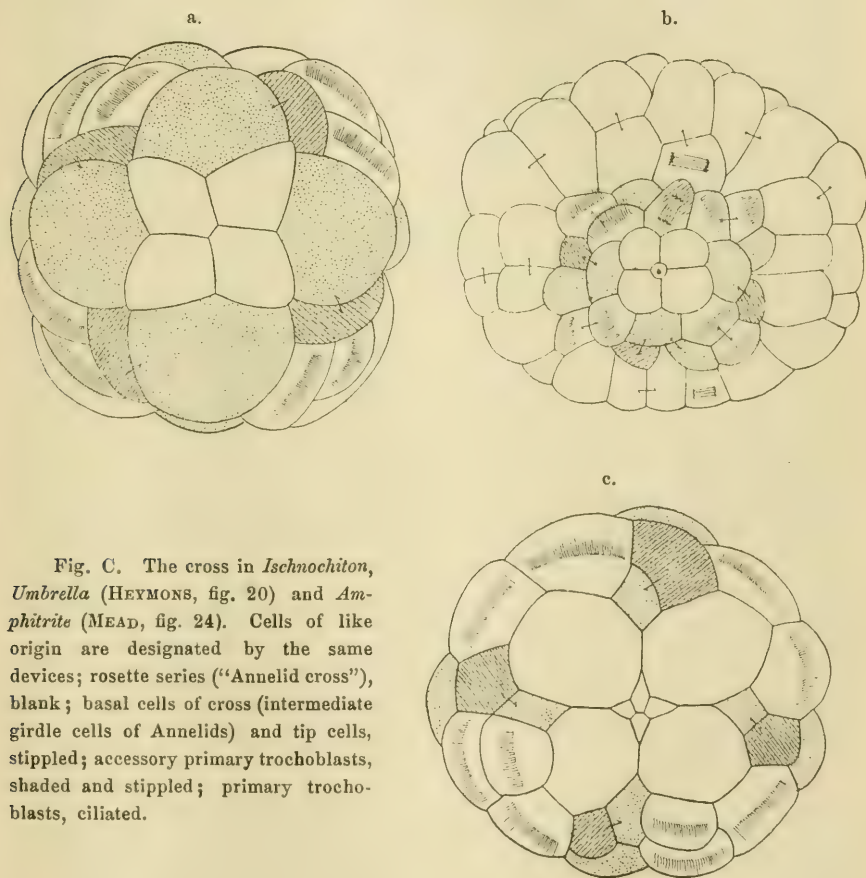


Fig. C. The cross in *Ischnochiton*, *Umbrella* (HEYMONS, fig. 20) and *Amphitrite* (MEAD, fig. 24). Cells of like origin are designated by the same devices; rosette series ("Annelid cross"), blank; basal cells of cross (intermediate girdle cells of Annelids) and tip cells, stippled; accessory primary trochoblasts, shaded and stippled; primary trochoblasts, ciliated.

In the diagram of *Ischnochiton* (C, a) the accessory trochoblasts are comparatively small cells, lying one in each quadrant on the left of the primary trochoblasts. The basal cells, the largest of the first

quartette, are in contact with the tip cells of the second quartette. A considerable distance therefore exists between the groups of primary trochoblasts which is filled to a large extent by the basals, the remainder being completed by the accessory trochoblasts.

In *Amphitrite* the cell corresponding to the accessory trochoblast is larger than the basal cell, and this latter, owing to its small size and the relatively large development of the primary trochoblasts, becomes crowded back into the angle between the arms of the rosette series. The basals therefore are not in contact with the tip cells (slight contact in one quadrant of Fig. C, c), and the space between the groups of primary trochoblasts is filled with the accessory trochoblast, and thus the girdle is complete. But it must be noted that the girdle is also completed by the tip cells of the second quartette and it is this girdle that becomes functional, the accessory trochoblasts being ultimately pushed above the functional prototroch. Thus it happens that in Annelids the cells corresponding to the accessory trochoblasts never enter the functional prototroch. What their fate may be we do not know. In the posterior quadrant of *Amphitrite* a product of the accessory cell is very minute, with a darkly staining nucleus, and owing to these characteristics it was used as a "landmark". It was never seen to divide, and to me it has much the appearance of a degenerate cell. In one or two of the remaining quadrants a small cell is figured forming a cell corresponding to the one just mentioned. These also, judging from the figures, have a dense and darkly staining nucleus, but whether they degenerate has not been determined. It would be very interesting to discover if these blastomeres do degenerate and are cast out. If they do it would lend much to the view that these cells were once functional locomotor cells, but losing that function they have degenerated as a result.

As regards the cross. In *Amphitrite*, given smaller trochoblasts, a smaller rosette series and a proportionately larger intermediate cell, we would have as a result of the division of the latter cells the same conditions that exist in *Ischnochiton*; in other words there would be an Annelid cross similar to the one in *Ischnochiton*. And conversely: in *Ischnochiton* if the size of the trochoblasts and rosette series were to be increased and the basal cell were proportionately decreased, the conditions as they exist in *Amphitrite* would be realized. The arrangement of the homologous cells is practically the same, and the difference in the size of these cells in the Annelids and Molluscs will explain the presence or absence of the cross.

Turning to Gastropods we find in HERMONS' work on *Umbrella* that the first division of the first quartette gives rise to the trochoblasts, and that the second forms the apicals. The resulting stem cells (intermediate cells of Annelids, basal cells of Gastropods) are in contact with the tip cells of the second quartette, and consequently a well marked dextrotropic cross is present similar in all essential particulars to the one in *Ischnochiton*. The trochoblasts now cleave into two cells in each quadrant but the so called basal cell does not give rise to a cell lying in the arms of the cross but cleaving leiotropically it forms a small cell lying in contact with the primary trochoblasts (Fig. C, b). In this regard and in the origin, behavior and arrangement of the cells we have the same state of affairs that exists in *Ischnochiton*. The later stages of the cross in *Umbrella* are not known save that it is said the basal and tip cells divide, but neither figures nor descriptions give any data for comparison. However, enough has been determined to make it certain that the crosses of *Ischnochiton*, the Annelids and *Umbrella* in their earlier stages at least are homologous structures.

In *Crepidula*, as CONKLIN has shown, a well marked cross exists whose history has been followed much farther than in any other form. Superficially it appears in its earlier stages almost identical with what occurs in *Ischnochiton*. Closer examination however makes it apparent that although the two crosses have the same position, the same general appearance and for a considerable distance at least much the same history yet they differ in origin. In both, the first and second divisions of the first quartette give rise to trochoblasts and apicals respectively, but while the third division is leiotropic in *Ischnochiton*, the Annelids and *Umbrella*, and therein fulfils the law of alternating cleavages as proposed by KOFOID ('95), it is dextrotropic in *Crepidula*. This is the only well marked case of reversed cleavage in all quadrants that is to be found in *Crepidula* up to the 60 cell stage and it is of very great interest and importance to discover if possible why this reversal occurs.

In *Umbrella* eight trochoblasts form when there are 12 cells in the cross; in *Amphitrite* there are 16 trochoblasts and probably about 24 cells in the cross; in *Chymenella* the same; and as CONKLIN has stated there are 28 cross cells in *Nereis* when 16 trochoblasts are formed, while in *Crepidula* there are 42 cross cells while 6 or possibly 8 velar are present. All of which goes to show that while the development of the cross and consequently the velar field is relatively rapid

in *Crepidula* the velum itself progresses but slowly. This tardy development of the velum is probably due to the lengthening of the pre-larval period owing to the secondary accumulation of considerable yolk. While this delays the division of the trochoblasts and consequently retards the assumption of the free swimming condition it does not apparently hinder the development of the velar field. However, if *Crepidula* were to form an accessory cell in the same way as is formed in the forms considered above, and at the time when the velum had reached a degree of differentiation represented by two cells in each quadrant, the development of the cross would be greatly retarded, and instead of there being 42 cells in the cross there would be in all probability not more than 12 or 16. But since the development of the cross is so precocious, or probably better since the differentiation of the velum is so slow, I believe the cleavage that normally should form the accessory cell is omitted. Whether the omitted cleavage ever occurs or is in other words postponed is a question that at present cannot be solved¹).

It is interesting to note that in the anterior arm of *Crepidula plana*, arising possibly as a product of the basal cell, are two small cells that degenerate and it is believed are ultimately pushed out and thrown away. The thought suggests itself that these two degenerating cells represent products of the accessory cell but there is nothing to prove this is actually the case.

From the foregoing description it will appear that a cross such as occurs in *Ischnochiton* and *Umbrella* is present in the Annelids though it does not become apparent owing, for one reason at least, to the small size of the basal cell; also the cross in these forms is the same as that in *Crepidula*. This latter animal lacks a leiotropic division that is present in the other forms, but after these have passed through that cleavage their position and history, so far as this has been traced, is similar.

d) Later History. Commencing with the stage as represented in Fig. 23 the spindles of the basal cells lie perfectly horizontal and each resulting cleavage forms two cells of equal size. In very many cases I have noticed that the posterior basal cell divided slightly in advance of the others, yet this appears to be of little significance as precocious cleavages of the daughter cells are rather rare at the next division.

1) Cf. page 642.

The median cells of the cross may also appear in a state of division at this time but they usually cleave after the division of the basals. The cleavage is leiotropic and also results in two cells of about the same size in each quadrant.

From this time forward cleavages in these cross cells occur with considerable irregularity. I have chosen such a stage as is shown in Fig. 31 because it gives an accurate idea of the direction of the cleavages but as a rule they do not occur so simultaneously. Considering the division of the two basal cells of each quadrant, the cleavages are dexiotropic and leiotropic producing, in all but the posterior quadrant, relatively smaller products ($1a^{1.2.1.1.1.1}$ and $1a^{1.2.1.1.2.1}$ etc.) than the parent cells. In each quadrant they lie on either side of cell $1a^{1.1.1.2}$ etc. of the rosette series and in Fig. 35 the position and relative size of these cells in *A* and *C* is shown. In the anterior quadrant they are about half the size of those just described but the position is the same. In the posterior quadrant the cells are of the same size as the parent cells and this gives rise to a row of four uniformly sized cells that afford a ready means of orientation (Fig. 34).

Regarding the median cells, the cleavages are even more irregular and the size of the resulting blastomeres is not constant, although the direction of the cleavage is regular being dexiotropic as is shown in Fig. 31; also in many cases more or less shifting results after the cells are formed.

The study of the cell lineage is impossible from this time on, and it has probably reached a point when it ceases to possess any value in a comparative way. The arms of the cross retain their original position and in the subsequent development form the ectoderm of the head vesicle.

Comparisons.

Before leaving this phase of the development it may not be without interest to compare it with what obtains in *Crepidula*.

Neglecting the division which normally forms the accessory trochoblast, the cross in *Ischnochiton* is precisely similar to that in *Crepidula* up to the time when there are three cells in each arm. In the latter form the first differences arise in the posterior quadrant which will be considered later. In the remaining quadrants the first division of the basals is identical in each case and the cells formed by the cleavage of the tip and median cells have much the same

appearance to those in *Ischnochiton*, yet the direction of the spindles is slightly different. But even though this be the case a general resemblance may be traced beyond this point and in the position of the arms the two forms are closely similar as far as they have been traced.

The posterior arm is rapidly modified from its radial condition as the divisions of the basal and tip cells are teloblastic, ultimately giving rise to a long slender arm one cell wide extending below the level of the velum. The division of the tip cell therefore is different from those in the remaining quadrants and from those in *Ischnochiton* and the subsequent cleavages have no resemblance in the two forms. It is interesting to note that after many divisions in the posterior arm of *Ischnochiton*, which in general resemble those of other quadrants, the cells arrange themselves in rows extending from the rosette series down to the prototroch (Fig. 45). They have much the appearance of having been formed by teloblastic divisions but primarily their arrangement is not due to such a cause.

This apparently affords another example of the effects of a bilateral symmetry upon the earlier stages. In forms as widely separated as *Unio* and *Nereis* or *Amphitrite*, for example, there is an excessive development of the posterior second and fourth quartette cells (first and second somatoblasts) with correlated modifications, and the above resemblance between the posterior arms in *Crepidula* and *Ischnochiton* belongs to the same category. In such cases however it by no means follows that the cleavages which produce such characters as the ventral plate and teloblastic arrangement of cells are identical. At another time I shall advance some reasons for believing that while precocious segregation tends to produce an early appearance of a bilateral condition it tends to destroy close cell homologies. And in this case of the posterior arms we find that there is a tendency expressed to depart from the radial condition and to assume a teloblastic arrangement although the cleavages producing these cells are not similar.

3. Rosette series — "Annelid Cross".

The first cells of this group arise in the 24 cell stage by a dextro-tropic division. Each of these products divides by a leiotropic cleavage into two cells (Fig. 17); the central group of 4 constitute the apical series and the 4 peripheral the rosette series (WILSON).

The next division occurs in the two posterior cells of the rosette

series (Fig. 23). In this case there is a hastening of the division in the posterior quadrants, a phenomenon which manifests itself from now on. This division is radial and is generally almost completed before a similar cleavage affects the anterior cells.

Before this latter division is completed spindles appear in the apical cells. In many cases which I noticed particularly the first spindle arose in *C* and was almost immediately followed by *D* but I cannot lay any stress upon this point for many variations existed. This cleavage is dextrotropic and results in a beautiful cross of cells lying symmetrically about the animal pole (Fig. 31). From this time onward the cleavages vary more and more, lacking regularity except that in almost every case they occur in the posterior quadrants before the anterior.

The next cleavage is in the rosette cells of the posterior quadrants $1d^{1.1.2.1}$ and $1c^{1.1.2.1}$. (First stages of division shown in Fig. 31.) I have never seen this cleavage in the anterior quadrants. If it occurs I feel confident that it is at a stage later than the one represented in Fig. 43.

All the cells of the apical series divide in the next stage. The outer ones cleave irregularly in every one of the score of cases that I have studied but I think that it may be safely said that the division is leiotropic in the majority of cases. Fig. 41 gives a very good idea of the modifications that arise in this division. The central cells $1a^{1.1.1.1}$ etc. also divide in a leiotropic division, their position being shown in Fig. 41.

In the same figure the cells $1c^{1.1.2.1.1}$ and $1d^{1.1.2.1.1}$ of the posterior arm of the cross may be seen dividing in a perfectly bilateral fashion.

Beyond this stage of 28 cells I have been unable to continue the cell lineage owing to great irregularities in the time of cleavage, and this difficulty is augmented by the fact that the basal cells of the cross form several small cells that destroy the distinct outlines of the group. However I have been able to follow the cells in a general way to a stage shown in Fig. 43. Here one is reasonably sure of the general position of the series, especially so regarding the anterior arms which remain undivided and no longer exist in contact with the trochoblasts but are cut off from them by the cells of the Molluscan cross of adjacent quadrants uniting below them. Also the posterior arms consisting of several cells may be made out with considerable accuracy, and in a general way the entire series may be

determined. At a later period the anterior arms of the cross divide but how their cleavages compare with the posterior I am unable to say.

Whether this rosette series forms the cerebral ganglia cannot be decided definitely but there are two or three facts which lead one to believe such may be the case. In the first place the slight indentations over the place where the cerebral ganglia are forming, which stain intensely black with osmic acid, appear where the rosette series disappeared, and their outer extremities are some distance removed from the velum, as was the case with the tip of the arms when the rosette series was last seen. Certainly it can scarcely be questioned that the inner ends of the ganglia in contact with the apical sense organ arise from this group of cells which occupies the exact centre of the velar field. Also the rosette series shows throughout its development a remarkable independence; its cell cleavages in no way appear closely correlated with those of the arms of the Molluscan cross, and as far as it can be traced it exhibits a quadriradial symmetry in its outline. And it is certainly a significant fact that appearing exactly as do the cerebral ganglia are two smaller areas posterior to the sense organ and connected with it. I have examined hundreds of embryos at this stage and this character is almost always present. I feel positive that small masses of cells proliferate in these areas which uniting with the inner ends of the cerebral ganglia lie beneath and in contact with the apical sense organ. In rare cases surface views show the two posterior tracts extending to a greater distance and in three embryos I have found them to extend to as great a distance as the cerebral ganglia. They were slightly depressed and lacked the perfect sharpness of outline characteristic of the cerebral ganglia but otherwise exhibited much the same appearance as these latter structures.

The thought suggests itself that the rosette series with its independence of development and radial form is to be considered as the fundament of a quadriradial nervous system which in the primitive radial ancestor developed in all quadrants but since has partially degenerated owing to the change from a radial to a bilateral form. Nervous systems similar to this are found in the *Polygordius* trochophore and the Ctenophores but the manner in which these develop is unknown, yet from the behavior of the rosette series and the development of the nervous system I am led very strongly to the

belief that the primitive form of nervous system was, as was the ancestor, radial¹).

VI. History of the Second Quartette.

The second quartette takes a lesser part in the development than does the first or third, yet it is not second as regards the diversity of its development. From its cells arise a considerable portion of the stomodaeum, a part of the shell, possibly the pedal cords, certainly a part of the foot and to a slight extent a portion of the body epithelium on each side of the mouth. It arises early in the development, in the 16 cell stage, and may be followed for a long period.

1. Early Cleavage and Later History.

The cells of this quartette arise by a leiotropic division of the macromeres at the same time that the formation of the trochoblasts occurs and abutting against the latter they occupy furrows between the macromeres (Fig. 8). The second cleavage occurs simultaneously with the division of the trochoblasts and the resulting group occupies its original position. This division is dextrotropic resulting in the formation of a smaller superior cell ($2a^1$ etc.) and a larger inferior one ($2a^2$ etc., Fig. 13).

At the next cleavage both cells are affected (Fig. 16) the upper product first showing signs of division in which are formed two cells, the larger upper left hand one being the tip cell of the Molluscan cross, destined, except in the posterior quadrant, to furnish two cells in each quadrant functioning in the prototroch; the remaining relatively slender cell enters into the "supporting layer" of the prototroch and is probably to be considered in the nature of a post-trochal cell.

From this time on the development of this quartette in the posterior quadrant is along entirely different lines from the remaining, and for this reason it will be omitted in the present account and later considered under the history of the first somatoblast.

As mentioned, the following division does not commence until the previous one has advanced beyond its initial stages. It results in the formation of a cell almost identical with the one formed in the above

1) I have not been able to detect a nerve ring situated beneath the prototroch similar to the one described by KLEINENBERG for *Lopadorhynchus*.

division and not only is it similar in appearance but their destiny is the same, both being post-trochal cells.

Considering the cells at this time we find each group nearly bilaterally symmetrical with reference to a principal axis meridian passing through it (Fig. 25). The blastomeres are grouped in the form of a Y the stem being $2a^{2.2}$ etc., the limbs $2a^{1.2}$ and $2a^{2.1}$ etc., while supported in the angle between these latter cells is the tip cell $2a^{1.1}$ etc. For the only time in their history the tip cells now divide. The cleavage is dextrotropic and produces two cells which enter the functional velum and following MEAD are termed the secondary trochoblasts (Fig. 27, 30).

The spindles introducing the next cleavage are perfectly meridional and the completed division results in two products in three quadrants, the lower smaller ones being situated between the parent cells and the fourth quartette. These cells ($2a^{2.2.2}$ etc.) enter into the formation of the stomadaeum and are the secondary stomatoblasts.

The cleavage following this occurs simultaneously in $2a^{1.2}$ and $2a^{2.1}$ etc., being leiotropic and dextrotropic respectively (Fig. 30). I believe that these cells do not divide again, certainly not up to the point where they form an almost continuous row about the embryo (Fig. 47).

As a usual thing before the above cleavage is complete another occurs in $2a^{2.2.1}$ etc. producing two cells of almost equal size lying one above the other (Fig. 30, 33).

The next division occurs in the anterior secondary stomatoblast $2b^{2.2.2}$. The spindle occupies the plane represented by the arrow in Fig. 39. The innermost cell is generally about two thirds the size of the parent cell and lies directly upon the fourth quartette cell which is usually in the process of division at this time.

The cells $2a^{2.2.1.1}$ etc. now divide into a right and left half of equal size, and almost immediately this occurs in $2a^{2.2.1.2}$ etc. (Figs. 39, 42, 44). The division of the right and left secondary stomatoblasts occurs at the same time as the above and the characteristics of the cleavage are best described by the drawing (Fig. 39). The approach of the ectoderm cells towards the vegetative pole causes these cells to be crowded into the embryo. As a usual thing the tertiary stomatoblasts encroach upon them to such an extent that at the time of their division very little of their surface is exposed. It is to be noticed that this cleavage is bilateral.

From this point I have been unable to trace the cell lineage of the entire group.

At a time shown in Fig. 41 the lower hemisphere is somewhat triangular owing, as will appear later in the account, to a tendency on the part of the third quartette cells to press in upon the arch-enteron. At such a time the greater portion of the second quartette stands out boldly, forming the angles of the triangle. Later however when the embryo resumes a circular form the second quartette sinks slightly below the general surface, forming grooves which are of the greatest value in late stages as indicating the region of these groups of cells. The anterior groove is wider and more open than the right and left, and as the mouth shifts along this path I believe that many, and possibly the majority, of the second quartette cells disappear into the stomodaeum. There can scarcely be any doubt but that there is an invagination of at least a part of the anterior second quartette up to a time when the blastopore has shifted 45° and I believe it continues until the shifting is complete.

In the right and left groups of this quartette the invagination is small as the mouth moves into its first position. The cells however retain their connection with the blastopore and prototroch, and as the shifting occurs they become curved until at the time when the mouth has about reached its permanent position they are nearly perfect semicircles bordering the third quartette cells lying on each side of the mouth (Fig. 50 and c diagram E).

We are now in a position to consider the fate of these three groups of cells. As I have said I believe that little doubt exists that many if not all the cells in the anterior quadrant become swallowed up and enter the stomodaeum. The right and left groups are relatively slender, forming narrow curved strips lateral to the mouth, and probably contribute to the formation of the general surface of the body.

Comparisons.

CONKLIN in his study of *Crepidula* has made exhaustive comparisons of various Molluscs relating to this quartette and finds very close correspondence both as regards direction of cleavage and position of cells. For this reason therefore I shall simply compare *Crepidula* and *Ischnochiton*.

The divisions up to the formation of 4 cells in each quadrant are exactly as in *Ischnochiton*. But in the next cleavage in *Crepidula* 2a^{1,2} divides in a "slightly leiotropic" direction, and therein

conflicts with the regular alternating cleavages and consequently with *Ischnochiton*. However, very shortly after their formation in *Crepidula* these blastomeres shift so that they have exactly the same position in the two forms.

The next two divisions (of $2a^{2.1}$ and $2a^{1.1}$) are also similar, but after this point comparisons cannot be drawn since at the next divisions in *Crepidula* the cells corresponding to the post-trochal cells divide a second time, cleavages which certainly do not occur in *Ischnochiton* previous to the 300 or 400 cell stage.

Therefore up to the time when there are seven cells in each quadrant the same features of development obtain save in the one case where the cleavage was slightly leiotropic. However, it must not be understood that the second quartette in *Ischnochiton* when these cleavages are completed is similar to that of *Crepidula*, for the cell $2a^{2.2}$ which in *Crepidula* has never been seen to divide in *Ischnochiton* divides repeatedly.

This brings out an interesting point in *Crepidula*, that while the upper cells of this series are similarly arranged to those in *Chiton* the division which produces the stomatoblast is delayed. This is probably correlated with the late formation of the stomodaeum.

Later stages in the cell lineage were not determined owing to a lack of landmarks, which latter fact rendered it impossible to accurately differentiate the second from the neighboring third quartettes. However, in a general way these groups have been followed, and some features in their development are strikingly like those in *Ischnochiton*. For example, during the early stages of gastrulation the second quartette cells extend from the arms of the cross to the angles of the quadrangular blastopore, while the third quartette cells extending the same distance alternate with them around the embryo. Comparing this with Figs. 35, 39 in *Ischnochiton* we have exactly the same conditions. Also it is believed that in all but the posterior quadrant some cells from this quartette contribute to the formation of the velum; in other words they form secondary trochoblasts as in *Ischnochiton*.

A growing point forms in the second quartette of the posterior quadrant which also occurs in *Chiton*.

Beyond this point comparisons cannot be made, but as far as it has been traced the development in the two forms is very similar and there is every reason to believe that if it were possible to carry on the comparison into later stages these resemblances would not cease.

Annelids. Among the Annelids this quartette appears to be subject to considerable variation as regards the size of cells, and the accounts of their various fates differ considerably. In *Nereis*, according to WILSON, $a^{2.2}$, $b^{2.2}$ and $c^{2.2}$ are destined to enter the stomodaeum, which observation in general meets with approval, but regarding the destiny of the parent cells $a^{2.1}$ etc. differences of opinion arise. According to WILSON the descendants of these cells divide more or less vertically, giving rise to "a series of large polygonal cells lying below the prototroch" which he terms post-trochal cells. None of these are said to enter the prototroch as secondary trochoblasts but from the anterior group with the accompanying descendants of a^3 and b^3 (third quartette) "arises the ectoblast surrounding the stomodaeum and forming the superficial part of the body-wall of the antero-lateral region"; and regarding the fate of these cells in the right and left quadrants he says "the postero-lateral region on each side (between the margin of the ventral plate and the prototroch) is occupied by the descendants of the post-trochal cells" (offspring of $a^{2.1}$ on the left side, and of $c^{2.1}$ on the right) and of c^3 and d^3 .

These various statements have been called in question by both LILLIE and MEAD, and the objections are strengthened by the history of these cells in *Ischnochiton*. MEAD finds in both *Amphitrite* and *Clymenella* that the second quartette in the three quadrants furnish secondary trochoblasts and the same thing occurs in *Ischnochiton* and possibly in *Crepidula*. Also LILLIE and MEAD criticise WILSON's statement that $a^{2.1}$ and $c^{2.1}$ aid in the formation of the latero-dorsal region. In *Unio* the second stomatoblast occupies this place and in *Amphitrite* since the descendants of $2d$ form almost the entire trunk such a fate for these cells is out of the question. In *Ischnochiton* this region is formed by the products of $2d$ and also by the dorsal borders of $3c$ and $3d$.

There is thus a wide difference of opinion regarding the fate of these cells, but since there is such an essential agreement in this regard between the development of *Unio*, *Amphitrite* and *Ischnochiton* it seems probable that *Nereis* will be found to offer no exception when restudied; and it also seems probable that in the majority of Annelids and Molluscs the second quartette will furnish secondary trochoblasts and will extend from the prototroch to the blastopore even though the development of the first somatoblast introduces a great distortion in the original radial symmetry.

2. First Somatoblast.

Attention has already been directed to the fact that in the early stages of development no appreciable difference in the size of the second quartette cells exists, and that the first cleavage is the same throughout; the same thing is true of the next division which occurs in the upper of the two blastomeres producing the tip cells $2a^{1.1}$ etc. and post-trochal cells $2a^{1.2}$. At the next division, however, close resemblances in the lower cells cease for in the division of $2d^2$ a somatoblast is formed while the division of $2a^2$ etc. produces post-trochal cells. The significance of this cleavage is considered on page 641.

The next somatoblast cleavage occurs in the tip cell ($2d^{1.1}$) and is precocious when compared with this division in the other quadrants but otherwise it is exactly similar to them. (This cleavage has occurred in Fig. 26.) The cell $2d^{2.1}$ now divides. The spindle is leiotropic and produces a cell which occupies the same position that $2a^{2.1}$ etc. does in the other quadrants.

The stomatoblast $2d^{2.2}$ now divides transversely into two cells of equal size. This division consequently corresponds in direction to that of the anterior secondary stomatoblast.

The next cleavages occur in $2d^{1.1.1}$ and $2d^{1.1.2}$ which are the products formed by the division of the tip cell; the cleavages are usually dextrotropic and leiotropic respectively although rapid shifting soon destroys this position of the cells (Fig. 36). In the other quadrants the cells $2a^{1.1.1}$ and $2a^{1.1.2}$ etc. are secondary trochoblasts and never divide, but in the posterior quadrant they have become secondarily modified and divide many times.

The cell $2d^{2.1.2}$ now divides in a horizontal direction (Fig. 36); and a spindle soon appears in $2d^{2.1.1}$ dividing the cell leiotropically into two equal moieties.

There are now ten cells in the ventral plate, and the number becomes rapidly increased, but I have been unable to determine the order in which they occur.

The cells at this time and for a considerable period of their development are relatively smaller than the neighboring third quartette products and they are by no means so regularly arranged; consequently it is not a difficult task to determine the outlines of the somatoblast up to the stage shown in Fig. 46. Beyond this point however they assume the characters of the neighboring third quartette cells and it becomes impossible to determine their outlines and consequently to

state to what extent they enter into the formation of the shell. The portion of the first somatoblast below the growth zone consists of a row of cells which extend to the blastopore, and for a considerable length of time (during the first stages of invagination) they occupy the bottom of a groove whose sides are formed by the larger third quartette cells. Later as this latter quartette becomes composed of cells of smaller size the groove disappears and this part of the somatoblast becomes ill-defined.

What part the somatoblast plays in the development of the ventral surface it is impossible to state, but no doubt it forms a much smaller portion than the third quartette. It is probable that in such forms as *Amphitrite*, where the entire trunk forms from 2*d*, the ventral nerve cord arises from this cell. It may do so in *Ischnochiton* but since this part of the nervous system has probably been modified it does not necessarily follow that it arises from the same cell in different groups of animals (cf. page 649). However, there is no doubt but that the somatoblast in *Ischnochiton* forms part of the shell, a small portion of the posterior part of the body, including mantle and mantle furrow, and a portion of the foot.

Comparisons.

In *Ischnochiton* it is readily seen that the first somatoblast arises from a cell which in origin, size and position is similar to the other second quartette cells, and that in all probability its relatively excessive development has been secondarily acquired owing to the shifting of the mouth and formation of a ventral surface. Consequently it is reasonable to suppose that in the original radial ancestor the second quartette developed in the same manner in each quadrant.

Among Molluscs, *Crepidula* shows more strikingly than *Ischnochiton* the radial symmetry of the second quartette. As far as the cell lineage has been followed (up to a time when eleven cells in each quadrant have been formed) the changes have been similar in all quadrants. Beyond this point differences between the posterior group and the three remaining arise, but the manner in which this is brought about is not known.

In Annelids whose cleavage belongs to the "equal type" (*Lepidonotus*, *Podarke*) there is at first no distinction in size among the second quartette cells, and TREADWELL has shown for *Podarke* that the first divergence in development occurs in the posterior group upon the formation of four cells in each quadrant. At this time the

cleavages are similar throughout but there is a noticeable difference in the size of the first somatoblast products as compared with corresponding cells of the remaining quadrants. Among other Annelids, such as *Nereis*, *Amphitrite* and *Arenicola*, the effect of the bilateral form of the larva is more pronounced, manifesting itself at the first cleavage. The same is also true of the Lamellibranch *Unio*. The somatoblast in these cases is characterised by a relatively large size and the typical radial symmetry of this quartette is proportionately disturbed. This divergence becomes more marked as the cells commence to develop when it is very difficult, if not impossible, to homologize the cleavages of the first somatoblast and the other quadrants. A similar difficulty is also experienced when an attempt is made to homologize first somatoblast cleavages in embryos of two animals in different classes and it is not much lessened even in a comparison of embryos in the same class.

The difficulty is not so great if one attempts to homologize the remaining second quartette cells and it appears probable as mentioned above that in the original ancestor this quartette underwent a similar development in all quadrants. A secondary shifting of the axes has produced secondary changes in $2d$, but it by no means necessarily follows that such secondary effects should manifest themselves in exactly the same fashion in different classes or even orders, indeed it would be strange if they did.

Finally, MEAD has made the interesting discovery in *Amphitrite* that with the exception of small areas in the immediate vicinity of the mouth the entire trunk forms from $2d$. In *Chiton* the trunk in its early stages is almost as extensive as in this Annelid but at least one half of it is formed from the third quartette which in Annelids remains of small size.

VII. History of the Third Quartette.

1. Early Cleavages and Later History.

The history of the third quartette is the simplest and least varied in the development of the ectoblast. At its first division it produces the third quartette stomatoblasts whose fate is considered on page 617. To the remaining products attention will here be directed. Their first division is meridional, the spindle being horizontal, and as a result two cells of the same size are produced in each quadrant. In this and the succeeding cleavages of this quartette the posterior

quadrants are the first to show signs of division. However, their acceleration is at first not of much consequence as a glance at Fig. 20 will show. The next division is at right angles to the first and affects all the cells produced by the above division (Figs. 26, 27). As in the preceding case the result is an equal cleavage in each cell making a quadrangular group of four cells in each quadrant. The acceleration of cleavages is here more marked (Fig. 27).

The next cleavage occurs in the upper cells in each group (Fig. 30) and is later followed by the lower products (*3 a 1.1.2*, *3 a 1.2.2* etc.). The spindles of both these cleavages are horizontal and are at right angles to the preceding. In this case each cell cleaves into equal products, and the division is usually completed in the posterior cells before it has advanced to the stage of the metaphase in the anterior quadrants.

The time difference between the anterior and posterior quadrants soon becomes very marked and an irregularity in the direction of the anterior cleavages sooner or later creeps in, so that they become a confused irregular group of cells occupying the space right and left of the mid line between the second quartette, blastopore and prototroch (Fig. 47). The cleavages do not cease but the cell growth is apparently small for while the cells become more numerous they do not expose a greater surface as a result. This continues as far as the group can be followed, which represents a stage when the blastopore has shifted nearly to the prototroch, and it appears probable that it never occupies a much greater area than it did early in its history.

In the posterior quadrants however matters are different. In the upper dorsal portions of each of the two groups the cells continue to possess a great regularity, exhibiting the appearance of stones in a wall (Fig. 46, 47), but in those portions anterior to the growth zone and forming the ventral surface of the embryo the cell divisions early become irregular.

The growth zone which becomes established before the blastopore has shifted to any great extent appears to arise in the neighborhood of the prototroch and gradually work downward. It has already been noticed that the upper cells of the third quartette divide before the lower (Fig. 36), and Fig. 44 shows a series of cleavages in the row next to the top while in Fig. 46 the most rapid cell divisions have occurred in the fifth row. At a slight distance below this point the growth zone becomes located permanently (Fig. 49)

which brings the area of the most active multiplication of cells immediately posterior to the shell, a position which it occupies in Gastropods, and its situation corresponds closely to the same region in Annelids.

The increase in area of these posterior third quartette tracts is not, except to a slight extent, in arcs of circles parallel to the prototroch, though there is some lateral displacement caused by the growth of the first somatoblast on the dorsal side. The main growth is at right angles to the velum, and the distance on the dorsal side, between the posterior border of the blastopore and the prototroch, becomes continually increased. Also through invagination the distance between the blastopore and velum on the ventral side becomes lessened, and in proportion as the former shifts toward its future position these posterior third quartette areas become extended beyond the original position of the blastopore up along the ventral side until they come in contact with the prototroch, thus forming most of the ventral side of the future embryo (diagram E, d, f, page 644).

Probably about half of the trunk of the embryo is formed of these posterior third quartette cells. Each group contributes to the lateral borders of the dorsal surface, the products of the first somatoblast forming the mid-dorsal region: the posterior lateral regions arise wholly from these cells, as does also most of the ventral surface. Diagram E will show more clearly the position of this quartette.

As regards the third quartette cells of the anterior quadrants, little remains to be said. In their first cleavages a very marked regularity exists but this gradually disappears and an irregular group of cells results. Cell divisions continue but the increase of superficial extent in the groups is very small, apparently little more than in the earlier stages. I have studied the matter quite closely and am convinced that they always remain thus relatively small and are of comparatively little importance in the history of the embryo. They have been traced up to a point where the blastopore has almost reached its permanent position and at such a time they form two areas on each side of the mouth in juxtaposition with the prototroch as shown in diagram E, c. It is possible that they include the antero-lateral borders of the foot when it is formed. In any event they probably function as simple ectodermal cells many if not all of which lie between the foot and shell, and consequently in the metamorphosis they must in great part lie in the mantle furrow.

Comparisons.

In all other forms whose development is accurately known the third quartette is very much smaller than in *Ischnochiton* and the part it performs in the development is not so striking. Whether or not it is as important cannot be answered at the present time since no one has described the cleavages beyond the earlier stages.

In *Umbrella* and *Crepidula* among Molluscs the first division of this quartette is nearly radial, but a shifting occurs which throws the cells into the same position as in *Ischnochiton*. The next division affects the upper cells cleaving them bilaterally, while a subsequent cleavage divides the lower cell (stomatoblast) into two equal halves (this is not described in the two posterior quadrants in *Umbrella*). These last two divisions are very similar in *Crepidula* and *Umbrella* and correspond closely to the divisions of this quartette in *Ischnochiton*. Beyond this stage no cleavages in the anterior quadrants are figured in *Umbrella*, and in the posterior modifications arise owing possibly to the fact that some of these cells become excretory.

In *Crepidula* the outer cells, corresponding to the posterior third quartette stomatoblasts $3c^{2.2}$ and $3d^{2.1}$ in *Ischnochiton*, divide into upper and lower products. This cleavage occurs in this direction in *Chiton* but much later in the development. Also there is another relatively accelerated cleavage in *Crepidula* in the division corresponding to $3c^{1.2}$ and $3d^{1.1}$. The corresponding cleavage in the anterior quadrants occurs much later, at which time both upper cells $3a^{1.1}$, $3a^{1.2}$ and $3b^{1.1}$, $3b^{1.2}$ divide. Hence in the anterior quadrants the two third quartette groups (CONKLIN's fig. 47) at this time bear a striking resemblance to our Fig. 30. There are two lower cells in each group corresponding to the stomatoblasts, two median cells and two upper that have the same origin and position in the two forms.

Regarding the later history of these cells nothing is accurately known.

VIII. An Account of the Invagination with Comparisons.

After the formation of the third quartette, the macromeres lying at the vegetative pole occupy the furrow between the members of this quartette. A segmentation cavity of considerable size is now present but they project into it but little. With the formation of the stomatoblasts of the third quartette, however, the ectoderm extends nearer the vegetative pole and in proportion as the macromeres are encroached

upon they pass into the interior. This is manifested by a change in the leiotropic position of these cells which become strictly radial, by a more compressed appearance as indicated by a polar furrow of greater length, and a loss of roundness of cell contour in the exposed portions, and also by the form of the cells which are clearly pear-shaped with the larger end bordering the segmentation cavity. This is the first step in the invagination process and may be said to commence in the initial stages of the 36 cell embryo.

The cell from which the mesoblast arises is generally slightly the largest of the macromeres. Not infrequently this is not manifested by the external surface but in such cases it is found to have migrated to some degree into the interior. After the mesoblast is formed this inward movement generally becomes quite pronounced and by it less and less of the external surface remains exposed. The process appears as a consequence of the actual inward movement of the mesoblast cell accompanied by the overgrowth of the mesoblast by the posterior members of the third quartette. A comparison of the figures of the early and late stages of invagination will show that as the mesoblast passes in the tertiary stomatoblasts, at first widely separated, gradually cover the former and in so doing approach each other along the antero-posterior axis.

In the 85 cell stage the remaining members of the fourth quartette form. The position of the spindles is radial and the division likewise.

Somewhat later than the preceding division spindles appear with bilateral arrangement in the third quartette stomatoblasts. The resulting cleavage divides the anterior cells into equal moieties, but the posterior cells each bud off a small cell anteriorly that is crowded in between the parent cell and the neighboring fourth quartette.

Movements among the cells on the vegetative pole such as have been mentioned are usually observed previous to the stage last described, but they may be said to be premonitory since no very marked invagination has occurred, the only effect being a slight decrease in the external surfaces of the macromeres and the mesoblast cell accompanied by a flattening of the vegetative pole. With this last cleavage of the stomatoblasts invagination may be said to fairly commence, but in order to understand its processes together with the shifting of the blastopore it will be necessary to consider in some detail the relations of the cells on the vegetative pole.

In a stage previous to the division of the third quartette stomato-

blasts as shown in Fig. 24 the four macromeres lie at the vegetative pole. The cell *D* is, as has been explained, usually very small comparatively, and as a result it plays a very inconspicuous role during invagination. The three remaining macromeres on the other hand are of considerable size extending within the embryo to a point perhaps level with the prototroch.

In the formation of the fourth quartette the macromeres in quadrants *A*, *B* and *C* divide externally into almost equal products, but following the cleavage furrow into the interior of the egg it is found that the fourth quartette cells become thinner and wedge-like and that the macromeres are consequently thickened and pear-shaped. A general idea of the shape of these cells may be gained from Fig. 37: their inner ends are at about the same level.

The mesoblast is a larger cell than any of the others mentioned, the largest in fact on the vegetative pole of the egg, and further than this needs no mention more than to state that the inner end of this cell is about on the same level as the inner ends of the macromeres of the other quadrants.

The stomatoblast cells of the second quartette ($2a^{2.2.2}$ etc.) are at this period almost wholly without the region of the blastopore. They will be more fully discussed later on when they come to take part in the formation of the stomodaeum.

The third quartette stomatoblasts are much more important cells. In size they are superficially larger than any of the cells on the vegetative pole except the mesoblast, and superficially they appear of about the same size, but a careful study of stained preparations and wax reconstructions at this stage make it clearly apparent that in reality there is a considerable disparity in the masses of these cells. The two anterior ones, roughly speaking, are ellipsoids, extending therefore but a short distance into the egg being wedged in position between the cells of the third and fourth quartette and the macromeres. For example, not infrequently $3b^{1.2}$ and $3b^{1.1}$ are in contact with $4b$, *B*, $4a$ and *A* a little distance within the embryo, and the stomatoblast thus occupies a trough between the cells. Not so the posterior cells; lying closely appressed against the mesoblast they extend inward often nearly to the same distance and the remainder of the third quartette therefore is always separated from the mesoblast. This latter with its two companion stomatoblasts constitutes a system that is but slowly affected by invagination, upon which probably depends to a large degree the shifting of the blastopore.

Occasionally the first cells to invaginate are the fourth quartette cells in quadrants *A*, *B* and *C* which in some cases disappear wholly from view before any other cell exhibits a similar movement. In other rare cases where the cells are of normal size and arrangement the same thing may be said of the mesoblast, while in cases where *D* or $2d^{2.2}$ are larger than usual the mesoblast usually passes into the embryo at an early stage. But the normal invagination commences shortly after the division of the third quartette stomatoblasts. Almost from the moment of its formation the mesoblast has been slowly moving inward but it is almost imperceptible and therein differs from the general normal invagination movement which first affects all the three macromeres *A*, *B* and *C*. These when compared with the mesoblast glide with considerable rapidity past the fourth quartette cells, with which they are in contact, and push into the segmentation cavity. In the first stages of this movement the fourth quartette is not affected but as the macromeres advance the former become gradually depressed and slowly pass with them into the embryo. Shortly after the movements initiated by the macromeres commence, macromere *D* commences to move in the wake of the other macromeres, especially if it be of considerable size; if it be small it may remain for some time attached in its original position to the mesoblast. As the macromeres disappear from view it is seen that they gradually fill the segmentation cavity, and what is now important they press in above the mesoblast as in Fig. 37. Since their movement is more rapid than the mesoblast there must result a tendency to check the inward movement of these latter cells. At all events that is what happens. From this time forward the movements of the mesoblastic products become slower and slower and ultimately cease altogether, and therefore the invagination in the anterior quadrants *A* and *B* is much more rapid than that in *C* and *D*. Considering *A* and *B* first we find after the macromeres in their inward movement have been followed a short distance by the fourth quartette cells, that a similar movement occurs in the third quartette stomatoblasts. These are two in number in each quadrant and when viewed from the vegetative pole are at higher level than the fourth quartette cells and are also above the narrow spaces that separate these latter cells from each other. These spaces as the cells pass inward gradually enlarge and into them the stomatoblasts finally work their way. Large as these products are in Fig. 35 this process would probably be accomplished with difficulty but at this point each of the two cells in each quadrant

divides into four cells and these move rapidly into the gap. The anterior half of the archenteron therefore consists of a roof of macromeres with side walls composed of fourth quartette cells in the antero-posterior line and at positions 90° distant in the right and left quadrants, while between them lie the products of the third quartette stomatoblasts.

Now to the formation of the posterior wall. As I have said, the stomatoblasts of the third quartette in quadrants *C* and *D* in their first division give rise to small cells that are relatively unimportant, while the remaining cells are much larger and lying by the side of the mesoblast accompany it deep into the egg. As the mesoblast sinks in the movement of the stomatoblasts is in an opposite direction, by which they come to lie almost wholly on the surface of the embryo as in Fig. 39, at the same time approaching each other along the median ventral line. They now divide forming five cells in each quadrant and continuing their movement inward become almost lost to view. Sections show that at about this point their invagination ceases and for a considerable period they may be seen on the posterior lip of the blastopore in connection with the lower surface of the mesoblast.

Sections or entire embryos at this stage will show that even though the direct inward movement of the mesoblast is checked there is a shifting of its cells by which they come to lie with their anterior surfaces in line with the inner surface of the archenteron, while the posterior surfaces extend far backward and also downward into the ectoderm of the posterior half of the embryo. A glance at Fig. 37 may make this point clear. Were all the fourth quartette cells alike, *4d* (mesoblast) would be similar to *4a* on the right of the figure. In that case, in the invagination the macromeres would slip past the fourth quartette cells as in the right half of the figure. But *4d* has become modified: it has grown larger than its homologues in the other quadrants and, of the greatest importance perhaps, it is globular in form. Owing to this latter peculiarity, the macromeres press in above this cell and it becomes pushed outward and downward. Thus a distinct bulging occurs on the lower posterior side of the embryo and the ectoderm in this region becomes comparatively thin, much thinner than at any point on the anterior side of the embryo, and this character is apparently correlated with more rapid cell division in this region by which in a relatively short time the ectoderm cells of the posterior side of the egg double those of the anterior.

Thus in the embryo two agencies are active in producing a shifting of the blastopore; first, on the posterior side there is little or no invagination after the earlier stages but a rapid increase of ectodermal cells by which the area between the prototroch and blastopore is constantly increasing; second, on the anterior side of the egg cell divisions are of less frequent occurrence, and invagination decreases the estoblastic area lying between the blastopore and the prototroch thus bringing the blastopore ultimately next to the velum.

The final changes, after the invagination of the third quartette stomatoblasts, are relatively much longer than were the movements up to this period, and it appears that the first movements of invagination up to the point where the anterior third quartette stomatoblasts disappear from view are relatively so rapid because the cells are crowding into the segmentation cavity. When the cells have invaginated and the segmentation cavity is filled a more or less stable equilibrium is reached. After this period for every decrease of space between the blastopore and prototroch there must be a proportionate increase in the posterior surface of the embryo.

In order that it might not complicate the account of the invagination to a greater degree I have left out the part the second quartette plays in the process. This is the more permissible since this quartette for some time does not actively participate in the general movement though influenced by it in the earlier stages. For example in the 113 cell stage (Fig. 28) the cells in question (*2a*^{2.2.2} etc.) are situated without the circle of cells that will invaginate, and in the stage shown in Fig. 35 they have not advanced completely into that territory.

They are now below the general level being wedged in between the stomatoblasts of the third quartette. The movements of these cells are essentially the same in all quadrants but differences in their size cause some changes which modify the external appearance of the embryo. For example the cell in the anterior quadrant is always the largest, the one in the posterior normally the smallest, while the cells of the right and left quadrants are intermediate in size.

In such a stage as is represented by Fig. 50 the channel between the two sets of anterior third quartette stomatoblasts is shallow and never in the history of the embryo does a deep groove extend from the blastopore to the prototroch. In the right and left quadrants where the stomatoblasts are smaller they come to lie at the bottom of comparatively deep furrows between

the groups of third quartette stomatoblasts, and these grooves continue to deepen and to extend to other members of the second quartette as the larger cells of the third quartette approach nearer to the blastopore. For some time I thought this might be correlated with a formation of larval mesoblast but it appears that this is incorrect, for the cells with the exception of the stomatoblasts and possibly the adjacent cell of the second quartette again come to the general level when the products of the second and third quartettes are more nearly equal in size. In the posterior quadrant the stomatoblast divides into two cells that are small and also occupy a deep furrow that extends in some cases half way up to the prototroch. No cells lie in this furrow except those of the second quartette which are of small size when compared with the adjacent members of the third quartette. In each case these grooves appear to have no deeper significance than that they are a result of a compression of small cells between much larger ones.

Comparisons.

The earlier stages in the gastrulation of *Chiton marmoratus* and *C. squamosus* have been studied by METCALF without however determining accurately the cell lineage. This has led I believe to some errors in the interpretation of certain points which may possibly be corrected in the light of the development of *Ischnochiton* as the relation of the cells in the two forms is almost identical.

In the first place it is an interesting fact that the macromeres and the cells corresponding to the fourth quartette appear to have been formed by spiral cleavages; that they are also remarkably small cells and above all have no difference in their size in the various quadrants. *Chiton* is a more primitive genus in external respects at least than *Ischnochiton*, and it would be of interest and importance to determine if this uniformity of cell mass in the macromeres and fourth quartette represents a primitive condition where the mesoblast is less differentiated from the entoderm than in *Ischnochiton*.

The macromeres are first affected in the invagination. As they press into the interior the cells of the third quartette divide forming cells homologous with the third quartette stomatoblast. All are relatively enormous products of the same size in each quadrant, and possibly in the formation of the archenteron compensate for the small size of the entoderm cells. METCALF speaks of these cells (stomatoblasts) as entoderm. It is true they enter into the formation of the

archenteron, but there is the strongest reason to believe that they form part of the stomodaeum and are consequently ectodermal cells. As these latter press in toward the vegetative pole the macromeres pass completely within the embryo. The third quartette now divides a second time, forming two cells that are the homologues of $3a^{1.1}$, $3a^{1.2}$ etc. in *Ischnochiton* (diagram D).



Fig. D. Two stages in the gastrulation of *Chiton marmoratus* and *C. squamosus*, as figured by METCALF. The nomenclature is the one used in this paper.

In each quadrant between the stomatoblasts is a small cell marked "?" whose origin was not accurately determined by METCALF though it was thought that they correspond to the fourth quartette. This is probably correct and the cells therefore correspond to $4a$, $4b$ etc. (they are so marked in diagram D). If the view be sound that these cells are the homologues of the fourth quartette then one of them must be the mesoblast. That this interpretation is correct is shown, I believe, by one of METCALF's figures represented in Db. Invagination here has progressed further than in Fig. a of the same diagram yet the cells maintain essentially the same positions. One of the cells, a fourth quartette product has divided. Comparing this with Fig. 35 practically the same conditions prevail. The only difference is that the third quartette stomatoblasts, $3a^2$ etc., have not divided. In *Ischnochiton* also one of the fourth quartette cells (mesoblast) has formed two cells. The resemblance seems too striking to be a mere coincidence and the cells in their origin and history up to this time are the same, neglecting minor differences, and I believe therefore that in diagram D METCALF has figured the mesoblast.

METCALF also mentions a furrow in the mid-ventral line extending anteriorly from the blastopore out toward the prototroch and

terminating in an enlargement (Fig. D, b). As invagination proceeds and the blastopore narrows this furrow disappears. It is said however that this same furrow reappears when the blastopore commences to shift to its permanent position.

In Figs. 35 and 39 is found just such a furrow as METCALF describes. It extends from the blastopore out towards the velum and terminates in an enlargement. Also at its commencement it includes the two products of the fourth quartette cell (mesoblast).

Since in *Chiton* these two cells lying in the groove are in all probability mesoblast, it follows that the furrow does not extend anteriorly but posteriorly, and the furrow between the blastopore and the prototroch appearing when the former commences to shift is not the same one but another which lies on the anterior side of the embryo as is found also in *Ischnochiton*. At such a stage landmarks are not easily discovered and therefore it might readily be supposed that these two furrows, the posterior and anterior, occur in the same band of cells, but if a more careful study of the cell lineage is possible I feel confident that *Chiton* and *Ischnochiton* will exhibit the same phenomena.

KOWALEVSKI ('82) in a brief account describes some highly unique changes in the development of the blastopore of *Chiton polii*. I quote BALFOUR's¹⁾ succinct abstract at this point. The embryo has probably reached a stage somewhat similar to that in Fig. 35 and of the following changes he says: "In the succeeding developmental period the blastopore which has so far had the form of a circular pore at the posterior extremity of the body, undergoes a series of very remarkable changes. In conjunction with the gradual elongation of the larva it travels to the ventral side and is prolonged forwards to the velum as a groove. The middle part of the groove is next converted into a tube which opens externally in front and posteriorly communicates with the archenteron. The walls of this tube subsequently fuse together, obliterating the lumen, and necessarily causing at the same time the closure of the blastopore. The tube itself becomes thereby converted into a plate of cells on the ventral surface between the epiblast and hypoblast."

The nervous system is believed by KOWALEVSKI to arise from a portion of this plate. In the Molluscs the pedal nerve cords arise posterior to the mouth and if the groove in *Ch. polii* does form

1) Comparative embryology, V. 1, p. 255.

anterior to the blastopore and the resulting plate occupies this position it is difficult to understand by what method the nerves form from the plate and occupy a posterior position. It scarcely seems probable that such profound changes occur in *Ch. polii* and not in *Ischnochiton* nor in any of the Annelids and Molluscs thus far described. I would suggest that owing to the difficulties in the way of the observation of the embryos of *Chiton polii*, KOWALEWSKI has wrongly oriented the earlier stages. Accordingly the so-called anterior groove and later tube are probably structures posterior to the blastopore. In some cases in *Ischnochiton* development the posterior third quartette stomatoblasts do meet on the median ventral line as in Fig. 39 but the tube in such cases is very short and soon disappears, not by a fusion of its walls, but by a species of evagination in which the cells forming the bottom of the groove come out level with the ectodermal cells of the surface of the body. So in *Ischnochiton* the walls of the tube never fuse and the mouth never completely closes, and if these processes do occur in *Chiton polii* they are inexplicable in the light of the development of any nearly related groups.

Gastropods. The accurate study of the formation of the stomodaeum has not been made in any Mollusc hitherto, and consequently comparisons are not possible beyond the earlier stages. In *Crepidula* during the earlier stages of invagination the second and third quartettes have the same general relations and many of the cell cleavages during this time are identical to those in *Ischnochiton*. But what part these play in the formation of the stomodaeum is unknown.

Annelids. In the light of many other resemblances between the embryos of *Nereis* and *Ischnochiton* it is impossible to believe that the similarity of the vegetative poles in these two forms is accidental. The blastopore is quadrangular in both and the secondary stomatoblasts lie in the angles; the third quartette composes its sides; and within the space thus enclosed are the macromeres. On the posterior side of the *Nereis* embryo modifications have arisen but it is still easily possible to compare these with similarly located structures in *Chiton*. These secondary changes, consisting primarily in the excessive development of the posterior second quartette cells (first stomatoblast) are responsible for the changed position of the cells, the tertiary stomatoblasts becoming widely separated, yet they remain in the same relative position as in *Ischnochiton*.

As the ectodermal cells bounding the blastopore converge toward a central point as they do in *Ischnochiton*, the tertiary stomatoblasts,

which have undergone several divisions, lie either wedged in between the secondary or pushed before these become located upon the macromeres within the blastopore. Their subsequent fate has not been determined further than that they do not contribute to the formation of the mesoblast. However in proving this point WILSON figures a number of stages which show in the clearest manner that several of the tertiary cells become enclosed within the circle of secondary stomatoblasts, therefore within the limits of the blastopore, and that very soon after this stage a small opening, the mouth, arises within the circle and some of the third quartette cells form the roof of a shallow archenteron.

In comparing these tertiary cells with the third quartette stomatoblasts of *Ischnochiton* it is seen that they arise and are located similarly, and considering their relatively small size they have very much the same development, and it appears very probable that these cells, as the secondary are known to do, enter permanently into the stomodaeum.

Now that it has been seen that the formation of the stomodaeum in Annelids shows many points of resemblance to that of *Ischnochiton*, and that there are strong reasons for believing that the second and third quartettes enter into its formation, it is rendered more probable that in its later development *Crepidula* follows along the same line. Indeed I believe it will be found the rule among Gastropods and Annelids that the stomodaeum forms from both second and third quartette cells.

IX. History of the Mesomeres.

1. The Mesoblast.

The mesoblast arises from the posterior macromere in the 72 cell embryo. Its first division occurs in the 113—149 cell stage, and is generally bilateral although in many cases the spindle indicates a slightly leiotropic cleavage (Fig. 28). The next division, affecting both cells simultaneously, occurs normally in the stage shown in Fig. 32. The spindles when fully formed are directed inward toward the centre of the embryo and the resulting blastomeres are situated on either side of the median line on the dorsal side of the parent cells, abutting against the macromere *D* (Figs. 32, 37, 38). This cleavage is perfectly bilateral as is manifested not only in the position of the spindles but in the movements of the centrosomes previous to division. In

Fig. 32 the spindles are not perfectly formed and serve to show in what direction the centrosomes moved.

At a stage represented in Fig. 39 the next division of the parent cells occurs. In the direction of the spindles and the size of the resulting cells this cleavage is a repetition of the preceding. I have been unable to determine from surface views the position of the daughter cells but one wax reconstruction showed them to be located between the parent and the first formed cells. Thus two mesoblastic bands exist but they are in close contact with one another and consequently do not diverge as in some Annelids and Molluscs.

Beyond this point I have been unable to follow the development of this germ layer. Invagination has proceeded to such an extent that the cells are no longer visible from the exterior and the lack of clearly defined cell boundaries and nuclei renders it impossible to trace the development from surface preparations.

For a comparatively long period the large pole cells of the mesoderm may be seen in section occupying a position in the wall of the archenteron, but it is impossible to determine whether they contribute to the formation of the alimentary canal. In other words it is not known whether *4d* is "entomesoblast" as described by PATTEN ('86), STAUFFACHER ('93) or CONKLIN ('97).

Later stages show the mesoblast to form a continuous sheet of cells extending from the posterior border of the blastopore along the dorsal surface of the embryo. This gradually extends laterally and anteriorly. Several isolated cells occur at various points but whether they have been derived from the primary mesoblast or as larval mesoblast I cannot state, though I hope a more extended study of sections may yield a definite answer.

X. History of the Entomeres.

1. The Fourth Quartette.

The history of *4d* (mesoblast) has already been considered and it now remains to trace briefly the history of the remaining cells of this generation, all of which enter into the formation of the mesenteron. The origin of these cells and their behavior in the process of invagination has already been considered.

The only division of this quartette which I have observed occurs simultaneously in all the cells (Fig. 40). The spindle in *4b* is perfectly meridional with its inner end almost in line with the animal

pole. In *4a* and *4c* on the other hand the spindles are nearly horizontal, and are directed as in Fig. 40 or slightly to the left. The position taken by the daughter cells has not been observed.

2. The Fifth Quartette.

Invagination has advanced to a considerable degree and the macromeres have pressed into the segmentation cavity and are in contact with the ectoderm of the velar field before the spindles arise which produce the fifth quartette. The macromere *D* shows no sign of division but the three remaining cells divide simultaneously, the spindles being all directed toward a common point located about the centre of the velar field. A considerable shifting occurs among the macromeres and the newly formed fifth quartette which renders it impossible to accurately trace their history into later stages.

Macromere *D* divides in the stage represented by Figs. 39, 40.

XI. The Free-Swimming Larva.

1. Habits.

It has invariably happened that no matter how carefully taken care of, the eggs of *Ischnochiton* will not segment normally after being kept two or at least three days in the aquarium. It is therefore not possible to take an egg through from the early stages until the embryo leaves the egg membrane, if it be kept in the laboratory, but if the egg strings soon after they are laid are carefully fastened among the corallines in some comparatively quiet tide pool they will then develop normally.

The length of time from egg laying until the embryo becomes free is seven days, and if one brings in the jelly masses on the seventh morning after their deposition the larvae will be seen leaving the egg envelopes in gradually increasing numbers until about noon, and in diminishing numbers until evening.

In the period comprised between the commencement and completion of the shifting of the blastopore the embryo has a somewhat elongated form but in later stages an increase in size takes place, whereby the chorion becomes almost completely filled and the larva becomes more spherical as a result. Immediately preceding the free swimming stage spasmodic contractions and elongations of the trunk region are noticed and it is possible that in this way the membranes become ruptured and the larvae escape. These latter are heliotropic to the extent that

if the water be agitated until they are distributed equally through the jar they will collect at the lighted side within fifteen minutes.

As has been seen strong cilia develop within 24 hours after the first cleavage and in a 36 hour embryo they beat with a rapidity of about 100 times per minute. This continues for five days and when the larvae are liberated it would be supposed that with such a powerful locomotor apparatus they were destined to a free swimming existence of considerable duration¹). But in apparently nearly normal environment this is not so. In almost every case when small lots were separated from the main company they were found to settle within a period lasting from fifteen minutes to three hours. That this is apparently a correct and normal characteristic is shown by the movements in another Chiton. It probably belongs to the genus *Trachydermon* and as in the case of *Ch. polii* carries its eggs in the mantle furrow. In several instances I have found scores of small Chiton within a very small distance of the parents, showing that the free swimming stage could have been only of the briefest duration. Certainly the chances of destruction are greatly lessened where the free-swimming stage is short and it seems quite probable that a suppression of this period of the Chiton's existence is a provision to insure greater safety and consequently to bring a greater number of individuals to maturity.

The movements of the larvae are of considerable rapidity, the usual rate as based on observations of nineteen specimens being 8—10 cm per minute. In addition to this progressive motion is one from right to left, the animal thus moving in a loose spiral.

The flagella at the anterior end of the body at the centre of the velar area are generally two in number though as many as four occur. One is generally longer than the other, and after treatment with fixing agents they are seen to be compound, being composed of a number of lesser flagella. As the animal swims through the water these are whipped about in various directions, much like the great antennae of some of the Crustacea, the base being held comparatively rigid in each case. At least one of its functions appears to be that of a sense organ. I have frequently noticed that the larva turned aside from a foreign object as soon as it was touched by the flagella and in such cases the body itself never came in contact with the obstacle.

1) It appears very probable that the movements of the cilia previous to the free swimming stage aid very materially in the process of respiration.

It is with comparative difficulty that the conditions are made favorable for a further development of the larvae. If they are placed on ulva the greatest care must be taken to change it frequently and even then the young soon commence to develop abnormally. I have found that somewhat water-worn shells of *Mytilus* afford the best material for the larvae to rest upon. In this case however the shells must be replaced at least every two days by others, the debris that collect about the young must be carefully removed with a camel's hair brush, and also in case the sea water is at all filled with sediment organic or inorganic it is best to pass it through a filter before allowing it to run into the aquarium.

At first the larvae half crawl and half drive themselves along by means of their cilia and frequently leaving the object upon which they rest they swim about again. In such cases it appears that the resting place was unfavorable, at all events it is readily seen that some places on the shell or ulva are closely packed with settled larvae while other equally accessible portions are nearly or quite bare.

For some time after the larvae settle they remain quite active, contrasting strongly with the slow steady moving embryos a day or two older. If disturbed or irritated they will sometimes bend the head vesicle either to the right or left or dorsally almost at right angles to the trunk. This occurs until the shell has commenced to form but after the portions of the valve have fused into continuous plates such movements entirely cease.

2. Metamorphosis.

As may be readily seen, the metamorphosis of the free-swimming larva in assuming the adult characters is relatively slight and concerns almost altogether the head vesicle. At first this is almost hemispherical, but later it becomes pear-shaped or conical with the tuft of flagella at its narrower end.

The shell occupies a portion of its upper surface and in its subsequent changes this region undergoes little change of shape while the remaining portions of the head vesicle undergo modifications which result in the formation of the anterior portion of the mantle and the proboscis.

A day after the larva has left the egg membrane the anterior hemisphere shows no very decided permanent change of form although it is constantly changing its shape and exhibits a slight tendency to become more blunt. This latter feature is probably aided by the first

valve increasing in extent. During the next day the shell advances still farther, the velum is cast off and within a week the lower surface of the head vesicle becomes flatter giving the embryo in side view an appearance shown in Fig. 55. Shortly after this time anterior prolongations of the mantle furrow appear in the head vesicle below the shell (Fig. 56). It is shallow at first but gradually deepens bringing into prominence the area which becomes the proboscis. At this stage the mouth lies posterior to this area but gradually pushing forward it comes to lie in the centre of the developed snout. At this time the embryo appears as in Fig. 58. The rounded convex appearance of the proboscis rapidly disappears and the condition shown in the figure is reached.

Thus the head vesicle becomes transformed into part of the first valve of the shell, the mantle and mantle furrow of the same region and the proboscis, and as will be remembered these are thus derived from the first quartette of ectomeres.

In the trunk region few changes take place; the mantle furrow becomes deeper and the foot more differentiated. When the anus breaks through I cannot say definitely for *Ischnochiton*, but I know that in the 15 day embryo this process has not occurred. In another species (*Trachydermon*) however this process takes place at about the time corresponding to the 15 day stage of *Ischnochiton*.

As to the gills I may say that they arise as minute papillae in the mantle furrow and at a relatively late period, several days beyond the formation of the proctodaeum.

3. The Foot.

Shortly after the blastopore comes to be situated immediately posterior to the velum, the foot, more or less quadrangular in outline, arises as a median undivided protuberance on the ventral surface (Fig. 51). Faintly demarcated at first it gradually grows in prominence by a deepening of the surrounding groove, and as this process is taking place contractile movements commence to manifest themselves along its anterior border. Rapidly they extend themselves to all parts of the organ and about the close of the free-swimming period the foot reaches its maximum of contractility, changing its shape with a rapidity that is never again met with in its history.

It is composed of high columnar cells, all of about the same size, which become clothed with fine cilia before the embryo leaves the chorion. The exact origin of the cells is open to some doubt, yet

the diagram (Fig. E) is probably not far astray. Certain it is that the greater portion of the foot is derived from the first somatoblast and the two bordering groups of third quartette cells which have formed the ventral side. The doubt arises as to the part the anterior third quartette products play in its formation. But since its anterior border is comparatively wide and in contact for some distance with the velum it appears probable that its antero-lateral borders arise in the territory of the anterior third quartettes.

Living embryos, especially during the free-swimming stage, show a depression near the anterior border of the foot, and in preserved specimens this may appear until the shell is nearly formed. A projection thus exists anterior to the depression and posterior to the mouth such as is shown in Fig. 58. Sections and favorable surface views show that along almost the entire edge of the projection the opening of the "foot-gland" (KOWALEWSKI) is situated (Fig. 58). This is scarcely to be spoken of as a true duct but simply a series of more or less clearly defined intercellular channels which do not appear sharply defined except in sections.

Subjected as the young are to the violence of the waves, I am of the opinion that KOWALEWSKI is correct in speaking of this problematical organ as a foot gland, and that its secretion enables the organism to retain its foothold. Young Chiton from ten to twenty days of age are with much difficulty removed with a camel's hair brush from the rocks on which they rest, and with later stages it is necessary to immerse them in a killing fluid before they can be dislodged with such an instrument.

4. The Shell.

The shell arises on the dorsal side of the embryo and at its first appearance is confined to the trunk region from whence it gradually extends onto the head vesicle. It arises from the first somatoblast and probably its lateral borders are formed from the neighboring third quartette cells, these latter in the posterior quadrants exhibiting from the commencement of their development a very great regularity in their position. It will be recalled that a similar regularity also appears in the posterior arm of the cross whereby the cells become arranged in rows somewhat after the fashion of the posterior third quartette cells (Figs. 45—47). It is interesting to note that this symmetrical arrangement of the blastomeres occurs in the exact locality occupied by the future shell. This becomes more apparent after the

somatoblast assumes a character indistinguishable from the bordering third quartette, and also after the cells posterior to the growth zone become smaller and more irregular in position. Cell cleavages soon reduce the size of these regularly situated cells and it becomes impossible to accurately determine if they pass directly into the evenly arranged cell rows from which the shell arises. In other words it is impossible to state that the cells of the dorsal side are so situated owing to the influence of the future segmentation, a character which appears to be strongly marked in the development of some of the Isopoda (cf. McMURRICH, '95).

The first clearly marked indications of the shell occur usually about the fourth or fifth day when a band of somewhat clear cells appears parallel with and a little posterior to the prototroch. Very soon after another appears a short distance behind the first and the process is continued until seven such bands alternate with six narrow rows of darkly staining cells as in Figs. 52, 53.

LOVÉN ('56) described these clear cells filled with granules as the lime secreting cells but a careful study makes this doubtful. When treated with methyl green they stain intensely and this reaction continues as far as I have traced the development of the shell, when these cells come to occupy positions between the valves of the shell. The narrow bands of cells apparently but little differentiated which alternate with these mucous (?) cells gradually increase in breadth as a comparison of Figs. 52 and 53 will show and ultimately the calcareous portions of the shell appear above them.

The calcareous salts are deposited in the cuticle covering the region of the shell and the presence of the tegmental sense organs (aesthetes) makes it evident that the first part of the shell to form is the tegmentum. The articulamentum appears later but the manner in which it forms is as yet unknown.

KOWALEVSKI ('83) has accurately described the formation of the calcareous portions of the shell and *Ischnochiton* affords no further important points upon this subject.

XII. General Considerations.

1. Cell Homologies among Annelids and Molluscs.

Of late years a growing tendency is manifesting itself to look upon the early cleavage stages as something more than a mere manifestation of simple mechanical forces. Rather are the blastomeres the

expression of the action of intrinsic forces which control the development from the earliest stages on to the end. Mechanical forces and conditions such as gravity, surface tension, cohesion and pressure undoubtedly are operative, but they are not believed to be the controlling, coordinating agents in development. The early cleavages accordingly are as important as those occurring in later life, and may even be considered more so (cf. WATASÉ, '90). Also the long continued resemblances which exist in the development of flatworms, Annelids and Molluscs, from the earliest segmentation of the egg, are as fundamental and deep seated as are the homologies existing in the adults.

The list of these resemblances in Annelids and Molluscs is constantly increasing. In all forms accurately studied the first three quartettes of cells constitute the sum total of the ectoblast; the mesoblast arises at the fourth division of the posterior macromere; the remaining members of this quartette and the macromeres become entoblast: while the divisions and positions of the cells up as far as the 28 cell stage are identical. Beyond this point WILSON ('92) believed a divergence between the two classes ensued, and that the development proceeded upon two entirely different lines. However subsequent observations have not confirmed this belief, but have rather served to show that the supposed differences were superficial or non-existent and therefore the points of resemblance became more numerous and extended throughout a longer period of development.

The above characters have been shown by LILLIE ('95) to exist in the Lamellibranchs, and also in both classes there is an essential similarity between the development of the first somatoblast. In Annelids this structure develops to a greater extent than in *Unio* but the two have many points in common.

MEAD ('97) and CONKLIN ('97) in studies appearing about the same time recognized the above resemblances and presented several other important points. The rosette series was shown to have the same origin and position in both Annelids and Molluscs, and it was considered in the highest degree probable that in both it gives rise to the apical sense organ. CONKLIN held that it also gives rise to the cerebral ganglia while MEAD considered it as yet an open question. MEAD further showed that the primary and secondary trochoblasts have identically the same fate in at least two Annelids; the "head kidneys" in *Amphitrite* develop from the same cells as in *Nereis*; and the entoderm arises from the same cells in the 5 Annelids he

studied. In addition, CONKLIN claimed that the primary trochoblasts of Molluscs are, at least in part, precisely similar in origin and destiny to those of Annelids, that the axial relations of all the blastomeres with the possible exception of the macromeres are the same in both these groups of animals, and finally the larval mesoblast of *Crepidula* arises from the same group of ectoderm cells as in *Unio*.

The above lists consist of no less than twelve points wherein there is an essential similarity in the development of Annelids and Molluscs, and the development of *Ischnochiton* with its more direct and less involved development serves in the most emphatic manner to prove the correctness of these observations.

In addition to the above resemblances, I would once more emphasize the wonderful homology which exists between the Annelid and *Ischnochiton* prototroch, in which 22 of the 25 cells in the former have exactly the same origin, direction of cleavages and destiny as in *Ischnochiton*, and the remainder of the first quartette, forming the head vesicle, with its rosette series and Molluscan cross cells or intermediate girdle cells, has in all probability the same fate in both.

The second quartette has been shown to have exactly the same origin and relation in both classes and several of the early divisions are similar. In some forms precocious segregation has produced excessive modification in $2d$, so great that it appears at first sight almost impossible to reconcile the differences that have arisen; but a more careful study shows conclusively that they are but variations of a common radial type, and from this standpoint it is possible to trace and understand a remarkable series of resemblances that appear otherwise inexplicable.

In the invagination modifications have likewise arisen. Accumulation of yolk and precocious segregation have both been instrumental in producing many changes, but whether the gastrula be produced by epibole or embole the closest resemblances appear. In all cases the macromeres and three of the fourth quartette products produce the mesenteron, and the relation of these cells and their behavior during gastrulation are very similar. Also the mesoblast in its position and development exhibits fundamental resemblances throughout. The blastopore is usually quadrangular with second quartette cells in the angles and third quartette forming the sides, and during gastrulation some of these second quartette products become invaginated in *Nereis* and *Ischnochiton* and enter into the formation of the stomodaeum; the same thing is probably true of the

third quartette in *Nereis* and certainly in *Ischnochiton*. These are the only animals in which the formation of the stomodaeum has been accurately followed and it may be a little early to formulate any sweeping generalization, yet from the behavior of the same cells in other forms, as far as these have been followed, the resemblance is so close that it leads irresistably to the belief that in several other forms the second and third quartette both contribute to the formation of the stomodaeum.

As a result of shifting the mouth comes to lie immediately posterior to the prototroch, this latter organ separating the first from the second and third quartettes of ectomeres.

In the velar field there is reason to believe that a portion of the rosette series develops into the cerebral ganglia, and finally the interesting fact appears that the Annelid head is the homologue of that portion of the Chiton including the proboscis, the first valve of the shell, and the mantle furrow including the eyes. The remaining portions, the trunk and alimentary canal, have been shown to conform to the same fundamental type although secondary modifications have arisen which tend to obscure the fact.

Thus it is seen that not only in the origin and position of the various quartettes do resemblances appear, but that the early cleavages of these are in many cases cell for cell the same. In the later stages close cell homologies cease, but the relation of the cell groups and their development in giving rise to larval or adult structures follow along much the same path. After passing these facts in review and considering the various structures in detail and the modifications which they undergo, one fact presents itself with the greatest clearness, that between *Ischnochiton* and the Annelids the resemblances are more fundamental and closer than are the differences.

2. The Ancestral Form of the Trochophore.

It is a fact of common observation that in the development of Annelids, flatworms and Molluscs the embryo in its earlier stages exhibits a radial symmetry. This in some forms is somewhat modified owing to a precocious segregation of the material that will subsequently enter into the first and second somatoblasts, but a 4 cell stage exists and from these blastomeres three quartettes of ectomeres arise. In such cases however the radial symmetry, imperfect from the first,

is soon superceded by the permanent bilateral form. In other cases where the precocious segregation is not manifested in the early stages a complete radial symmetry exists which ultimately becomes modified into the bilateral type, but at a much later period than in the first case.

Ischnochiton presents a remarkable example of this latter type: its quadriradial symmetry is in the highest degree apparent. Three quartettes of ectomeres arise in as many cleavages of the macromeres, and the structures to which they give rise, the Annelid and Gastropod crosses, the three species of trochoblasts, the groups of second and third quartette products, all for a considerable period conform to the radial type. Also the entomeres and macromeres, scarcely less perfect in this regard, aid in the formation of a beautifully symmetrical embryo in which all quadrants are essentially identical.

The first changes which creep in relative to the shifting of the embryonic axes are due wholly to accelerated cleavages. We have already seen that this early effects deep seated modifications in the first somatoblast, but in the other ectomeres the change is much more gradual. For example, the acceleration in the divisions of the posterior third quartette cells is small at first, and it is not until there are over 200 cells in the embryo that the difference between the groups becomes strikingly apparent. And as regards the cells in the anterior hemisphere, a glance at Fig. 34 will show that the radial symmetry is but slowly giving way to the bilateral.

In *Nereis* and *Amphitrite*, on the other hand, the bilateral condition has become reflected backward onto the early stages to such an extent that it affects the first division, and later strictly bilateral cleavages appear in various groups of cells early in the development. But in the case of *Lepidonotus* and *Ischnochiton* this is by no means so apparent, and it is only by the aid of certain landmarks that one is able to orient the embryo up to the 60 cell stage, and in *Ischnochiton* as we have seen the radial condition becomes but slowly modified into the bilateral.

The question now arises, what does this early radial condition represent? A group of cells of no morphological value or of the utmost fundamental importance in the formation of the embryo? I believe many facts in the development of *Ischnochiton* and other forms lead to the belief that the truth lies on the side of the latter proposition; that the original ancestral form of the trocho-

phore was a quadriradially symmetrical organism whose principal axis corresponds to that of the gastrula, and that the shifting of this axis is secondary¹).

The original ancestor therefore may be compared to a highly modified gastrula, or gastraea so far at least as these three groups of animals are concerned, in which the mouth was situated at the centre of the lower hemisphere, and an ectodermic pharyngeal portion of the alimentary canal (stomodaeum) existed in connection with the entodermic mesenteron. At the opposite end an apical sense organ probably existed which was situated at the intersection of the quadri-radial nervous system occupying the upper hemisphere. Encircling the entire animal was an equatorial band of cilia. All of these features appear during development in varying degrees of perfection, and possibly others may have existed originally but embryology gives no certain answer regarding their character. Subsequently in the phylogeny the mouth shifted its position, due it is believed to the advantage of coming into close proximity of the prototroch which served as a food procuring apparatus²).

Many developing embryos during the first stages of this shifting show a narrow slit extending posteriorly from the blastopore which is looked upon by some investigators as indicating an ancestral character but this is by no means apparent. In several cases this feature scarcely exists at all and where it is strongly developed it appears to be secondary³). And neither does it appear correlated with the formation of the anus, at least not in Chiton, where this latter organ does not form until fully fifteen days have elapsed. Ultimately the mouth became situated immediately posterior to the prototroch, and thereby the former radial symmetry became in large part modified in later stages, although traces of it still existed, as development of modern forms clearly shows.

Returning to the phenomena of early development it may be said that since they undergo a similar shifting of axes in their development, it is reasonable to suppose that Polyclades, Annelids and

1) Cf. HATSCHKE ('88), LANG ('81), SELENKA ('81) and others.

2) Cf. KORSCHULT und HEIDER, *Entwicklung der wirbellosen Thiere*, p. 1162.

3) CHILD ('97) has recently shown that the lips of the blastopore coneresce owing to the growth of the somatic plate.

Molluscs diverged from the ancestral trochophore after it had become bilateral. Therefore, theoretically, all the embryos in their ontogeny should pass along the same developmental path up to the assumption of the bilateral form. That this does not actually happen is owing probably to secondary factors, such perhaps as the reflection of the bilateral form upon the earlier stages (precocious segregation), accumulation of yolk, etc., which tend constantly to modify this ancestral condition. Hence when bilateral cleavages appear in development previous to the shifting of the blastopore they may be considered secondary, and in many cases they show that they are such, exhibiting unmistakable modifications from a radial type. And as has been maintained above, it does not necessarily follow that these secondary bilateral cleavages everywhere follow the same path, for even though they have been moulded upon similar radial forms they tend to depart from a common type.

3. Forms of Cleavage.

Growing out of the above considerations some points arise relating to the significance of radial and bilateral types of cleavage. As I have said above I believe that the early radial condition of the embryo is of fundamental significance; that it represents an early primitive condition phylogenetically when the ancestor of the trochophore was a radially symmetrical organism. The trochophore as we recognize it today has been modified from this condition owing to the formation of a ventral surface and correlated shifting of the mouth, and one of its most distinctive features is its bilateral form.

In development the organism passes from a radial to a bilateral condition, a process which in *Ischnochiton* is of greater duration than in some Annelids (e. g. *Nereis*, *Amphitrite*, *Arenicola*) or in *Unio* among the Lamellibranchs. That is to say, *Ischnochiton* longer retains its primitive characters than these forms in which the radial structure is soon replaced by the secondary bilateral. And in those forms where precocious segregation is most pronounced the radial symmetry is as a rule proportionately decreased, from which it follows that the reflection of larval stages upon the early stages does not produce radial symmetry but tends to destroy it. There is a warfare, so to speak, a contest between the radial and bilateral condition wherein the latter appears to be slowly replacing the former, and it has even gone so far as to produce marked effects in some cases at the first cleavage, and theoretically if not actually

(Cephalopods) bilateral cleavages may arise from the beginning and no trace of the radial exist.

Where this bilateral condition appears in the embryo it is usually in connection with bilateral cleavages and I heartily agree with CONKLIN when he says "the bilaterality of cleavage is only an early appearance of the final bilaterality with which it is directly continuous". But I believe that when he says "In several cases these radial structures" (speaking of the radial symmetry of the quartettes, trochoblasts, apical rosette, Molluscan cross etc.) "seem to belong to the same category as the radial structures of the trochophore larva, and I believe that they are to be explained as a foreshadowing of larval characters, just as bilateral cleavages are usually attributed to a precocious development of adult characters", it holds good not for both radial and bilateral characters but simply for the bilateral. Rather may it be said that bilateral prelarval stages of Annelids and Molluscs may be held to be due to the similarity of their larvae, but considering the radial form of the embryo I believe that the problem has been attacked from the wrong side. I believe rather that the radial symmetry found in the trochophore has persisted in spite of the bilateral condition, and that it belongs to a period in the phylogenetic development of the organism which preceded the bilateral. Therefore just as bilateral cleavages are due to a bilateral condition of the trochophore, so I believe radial cleavages are due to the influence of the radial symmetry of the ancestor of the trochophore (cf. LANG).

While the formation of a ventral surface gave rise to a bilateral form it does not follow that bilateral cleavages arose at that time. On the other hand it appears that at least in the ectoderm and entoderm these have arisen at a later period. And neither does it follow that in the early history of the radial ancestor the cleavages were spiral. Rather it appears to me that, as in the case of bilateral cleavages, the spiral divisions gave a greater directness to the development, and arose from a saving of energy which takes place, as CONKLIN holds, whenever precocious segregation is present.

4. Anachronism of Cleavage.

In the frog's egg ROUX ('95) has shown that the cleavage, which normally appears as the second in the development, may occur first. That is, the egg with reference to the embryo, to which it gives rise,

divides into an anterior and posterior instead of into a right and left half. In this case therefore there is an anachronism or delay in the normal first cleavage. Also the same author has shown that in the frog certain structures may appear in the entoderm or mesoderm at different times with reference to the same stage in the differentiation of the medullary canal.

In the early development of *Ischnochiton* the first type of anachronism has never been observed. In the later stages there are frequent delays in certain cleavages with reference to others but they are by no means so fundamental as the one described by Roux.

Also in the development certain cleavages and shifting of cells and the appearance of Anlagen of various organs may occur at different times with reference to the closure of the blastopore or its later migration, but it is very difficult to judge the extent of the correlation as the form of the various layers or organs is not always a safe criterion for determining the amount of differentiation which is present.

In the above cases the anachronism is sporadic, occurring very infrequently and due to influences as yet beyond our knowledge. Such cases may be said to be ontogenetic anachronisms in contradistinction to another species occurring constantly in the development of *Ischnochiton* which may be termed provisionally phylogenetic anachronism. In this case also the ultimate factors producing the omission of cleavage are as much unknown as in the other types, but some of its superficial features are subject, I believe, to a more accurate analysis.

In other sections of this paper it has been urged that the radial condition of the embryo which precedes the bilateral is the repetition of the phylogenetic history in which a radial ancestor preceded the bilateral. This ontogenetic record however is not perfect; precocious segregation among other factors has wrought deep seated changes bringing about an early appearance of bilateral cleavages, and in many cases it is clearly evident that these latter are modifications of the radial. And I hold that it is not an accident that a secondary trochoblast forms in the posterior quadrant in the same way and with the same relations as in the other quadrants. It bears evidence of the fact that originally secondary trochoblasts arose in each quadrant and were functional; and also that the shifting from its original position into a region below the level of the prototroch, thereby producing the well known

Cell Stage	32	63	64	85	113
2c	$2c^1$ $2c^2$	$2c^{1.1}$ (Tip Cell - Secondary trochoblast) $2c^{1.2}$ (R. Post-trochal) $2c^{2.1}$ (L. Post-trochal) $2c^{2.2}$		$2c^{2.2.1}$ $2c^{2.2.2}$ (Stomatoblast)	
2d	$2d^1$ $2d^2$	$2d^{1.1}$ (Tip cell) $2d^{1.2}$ (R. Post-trochal)	$2d^{2.1}$ $2d^{2.2}$ (Stomatoblast)		$(L. Post-trochal ?)$ $2d^{2.1.1}$ $2d^{2.1.2}$

posterior gap, is secondary. And it is reasonable to suppose that the post-trochal cells so intimately related to the trochoblasts, and forming a band immediately below the functional prototroch, were originally present in all quadrants. Indeed at the present time the right post-trochal in the posterior quadrant forms as elsewhere but I shall attempt to show that there is an anachronism, in the posterior quadrant, of the cleavage which produces the left post-trochal cell.

In quadrants *A*, *B* and *C*, the first cleavage of the second quartette produces an upper and lower product, the former producing at the next cleavage the secondary trochoblast and right post-trochal cell, the latter at its first division giving rise to the left post-trochal cell and a blastomere which at its next cleavage produces a stomatoblast.

In the posterior quadrant the first cleavage of $2d$ is identical to that occurring in the other quadrants and the cleavage of the upper cell produces post-trochal and tip cell (secondary trochoblast), but the lower cell ($2d^2$) at its first cleavage produces a secondary stomatoblast, the cell corresponding to the left post-trochal arising at the next division. (Compare Figs. 18 and 19 and 26 and 27.) Thus in the posterior quadrant there is an acceleration in the formation of the secondary stomatoblast and an omission of the cleavage which forms the left post-trochal cell which may be accounted for I believe in the following way. Originally all the members of the fourth quartette were entoderm, were of the same size, formed at the same time, and were part of a perfectly radial organism. Modifications arose in $4d$ (mesoblast), which now assumed a role different from the remaining fourth quartette cells and the cleavage which produced it occurred earlier than in the remaining fourth quartette. Now the secondary stomatoblasts in *A*, *B* and *C* arise at the time the fourth quartette cells form, and the same thing occurs in quadrant *D*. But the accelerated cleavage of $4d$ occurs about the time when the left post-trochal cells form in the other quadrants, and hence, if the posterior stomatoblast arises at the time when $4d$ forms the cleavage which originates the left post-trochal cell in this quadrant must be omitted.

Thus it seems to be of more importance that the stomatoblast be formed at this time than that the post-trochal cell be produced. In other words the correlation between the stomatoblast and the mesoderm appears to be closer and perhaps of more vital importance than that existing between the post-trochal cell and the prototroch. It clearly seems to an onlooker that if the post-trochal cell arose at the same time in all quadrants, the stomatoblast arising at the next

cleavage would not be able to relate itself intimately to the mesoblast which has already retreated to a considerable extent within the embryo.

At this point it is impossible to differentiate the effects of precocious segregation from those due to anachronism. There is scarcely a reasonable doubt but that $2d^{1.1}$ and $2d^{1.2}$ were originally secondary trochoblasts and post-trochal cells, but that function has been lost and they now enter the somatic plate. And it becomes impossible also to determine whether $2d^{2.1.1}$ (Figs. 26, 36) ever possessed the function of a post-trochal cell which has latterly been modified by precocious segregation.

The other case in which I believe an anachronism has taken place occurs in *Crepidula*. Its more detailed characters have already been considered on page 600, but it may be said however that in Annelids, *Umbrella* and *Ischnochiton* the basal cell of the "Molluscan cross" gives rise to a cell which in the latter form becomes a functional accessory trochoblast. This cleavage in all cases occurs after the primary trochoblasts are two in number in each quadrant. In *Crepidula* however the division of the primary trochoblasts is very slow and were the accessory trochoblasts to form then as in the other forms the development of the head vesicle would be proportionately delayed. As it is the head vesicle develops rapidly and the division to produce the accessory cells is omitted. Later on two cells arise as progeny of the anterior arm of the cross and degenerating are cast off. By this time the primary trochoblasts have divided and it is possible that these cells represent accessory trochoblasts.

These two isolated cases afford very little data for a complete understanding of the significance of such cleavages but they serve to emphasize the prospective character of the early cleavage stages where the blastomeres arise with time and space relations admirably adapted for their development into the future organism. And there are the strongest reasons for believing that these early blastomeres under normal conditions not only enter upon constant predetermined careers but pursue them to the end of their existence. Gradual changes may creep in, and certain cells or organs may become modified and in so doing produce changes in other closely correlated cells or organs but the ontogenetic development appears to take place along remarkably stable lines. It is obvious that a proper position is an essential to perfect development but certain facts in the ontogeny of *Ischnochiton* and numerous other forms lead to the belief that it is not all-important. For example the second quartette cell in the posterior quadrant or the posterior arms of the Annelid and Molluscan crosses have at

their formation the same relations as the same cells in the anterior quadrants and for a certain time pursue the same course of development yet in time their paths diverge.

The studies of CRAMPTON ('96) and HOLMES ('97) on the development of sinistral Gastropods serve to show that the positions held by blastomeres are not the result of simple mechanical forces or conditions and the above facts concerning the position of cells lead to the belief that function is not dependent upon location. So that we are compelled to seek for the causes of the perfectly coordinated regular series of events which occur throughout development in those subtle intrinsic forces whose nature is as yet not subject to analysis.

5. Relationship between the Annelid and Chiton Trochophore.

Upon the theory that the progenitor of the trochophore was a quadriradial organism I believe that it is possible not only to understand many of the transformations undergone by the developing Chiton embryo but to show that both the Chiton and Annelid trochophore are constructed upon essentially the same type. Commencing at the stage in the Chiton development represented by a, diagram E, the first quartette composes the head vesicle and a portion of the prototroch while the second and third quartettes alternating comprise the lower hemisphere. In the further development the head vesicle never ceases to consist wholly of first quartette cells maintaining as a whole the same axial relations; but the cells in the lower hemisphere suffer profound modifications from their original positions. Until the blastopore has shifted within 30° of the prototroch the second and third quartettes remain in contact with it on one side and with the prototroch on the other and there is no reason to believe that this condition of affairs does not exist when the mouth has reached its permanent position (diagram E, d, e). And while the second and third quartettes shift their axial positions they also exhibit marked differences in their rate of growth. The second quartette of the anterior quadrant probably enters into the formation of the stomodaeum; these cells in the right and left quadrants lengthen without increasing in width; while the posterior band (first somatoblast) increases its length along the ventral surface in all probability 90° at the same time enlarging its dorsal area. The third quartette anteriorly (*A* and *B* quadrants) during this period remain small while the cells in *C* and *D* increase greatly and occupy the positions indicated in the diagram.

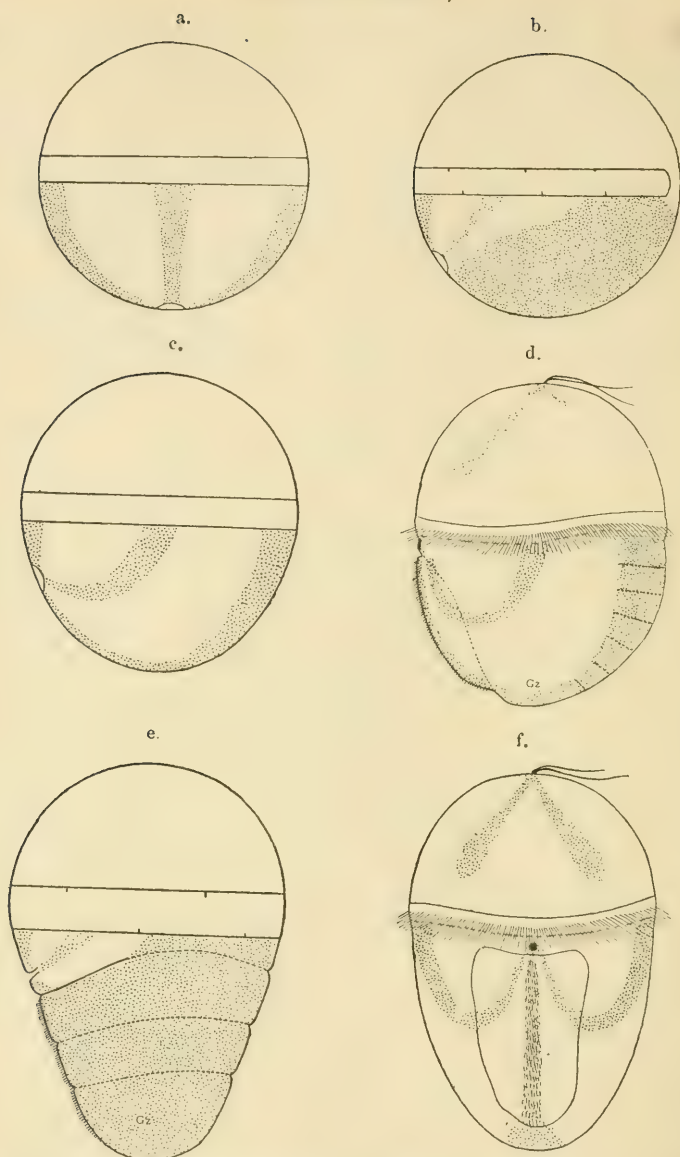


Fig. E. Figures showing the successive stages in the ontogeny of Annelids and Molluscs from the radial to the bilateral larva, and the modifications undergone by the three quartettes of ectomeres. a represents the general plan of the radial ancestor of the trochophore and also an early stage in the development previous to the shifting of the embryonic axes. b *Amphitrite* larva (combined from MEAD's fig. C, diagram VII, and fig. 56, the position of the quartettes being drawn from the latter). c *Ischnochiton* embryo (same stage as b). b and c show the modifications attendant upon the shifting of the blastopore. d and f two stages in the development of *Ischnochiton*, showing probable positions of the three quartettes after the mouth has reached its permanent position. That portion of the foot occupied by the first somatoblast is represented as ciliated. e *Amphitrite* trochophore with three trunk segments (principally from MEAD's fig. D, diagram VII).

Commencing with the Annelid at the stage represented by diagram E, a, the first quartette also forms the head vesicle and the second and third quartettes occupy the same relative positions as in the Chiton larva. In *Lepidonotus* and *Podarke* the second quartette cells are of the same size at the time of their formation but in *Amphitrite* for example a modification has arisen whereby 2*d* (first somatoblast) is much larger than its fellows. Correlated with its large size the cell exhibits a rapidity of development whereby its progeny, before the mouth has reached its permanent position, compose more than half of the lower hemisphere of the embryo (E, b).

Nevertheless if we compare *Amphitrite* at this stage with E, c of *Ischnochiton*, it will be seen that essentially the same condition of affairs exists. In each the embryo is at first radial; the three quartettes of ectomeres in each not only occupy the same relative positions but as has been previously shown the cleavages during this period are in very many cases identical. The mouth shifts in the same fashion in each and during its migration the various quartettes behave in essentially the same manner.

Precocious segregation has brought about modifications of the first somatoblast in both forms, in the Annelid to the greatest degree, yet the origin, development and relations of these groups show them to be wrought upon the same plan. Indeed in the face of the long continued resemblances which have been shown to exist between the embryos of the Chiton and Annelid it is impossible not to believe that they are descendants of a common ancestor. And it appears very probable that the relationship does not stop here but extends to the Gastropods and Lamellibranchs and probably includes the flatworms. The later stages in these forms are not so thoroughly investigated yet they give every indication of following along the line of development taken by the Annelid and Chiton.

6. Metamerism.

It is not the function of this paper to discuss even the most important views regarding the significance of the trochophore, the origin of metameric segmentation, and related problems. These have been presented in an admirable fashion by FRAIPONT ('87) and HATSCHEK ('88) and some points have been added by WHITMAN ('87) and WILSON ('89). It is intended simply to present a few considerations relating to *Ischnochiton* development which in their relation to the embryology of Annelids appear of significance. I fully appreciate

that at a time when the detailed history of the development of the Annelid trochophore is known in not more than half a dozen forms broad generalizations are impossible or hazardous at best, but with the hope that the following hypothesis may contain some grains of truth and may serve to show some of the present limits of the problem it is herewith presented.

An attempt has been made in the preceding pages to show that there are the strongest reasons for holding that the Annelid and Chiton trochophores are very closely related organisms, and that the various quartettes of cells develop along much the same lines and are homologous. Consequently the first somatoblast in the Annelid is the homologue of that in the Chiton and is also I believe to be looked upon as a further development of such a type. And not only so but there are some reasons for the belief that metameric segmentation may have arisen from an ectodermal segmentation similarly located to that in the Polyplacophora.

It is not claimed that metamerism in Annelids has been directly derived from the incipient segmentation found in the dorsal ectoderm of the Chitons. Such a claim would be involved in insuperable difficulties for the present at least. Nevertheless the two forms have some points in common which indicate that segmentation in each may have originated in much the same way. In both it affects the first somatoblast and is consequently confined to the trunk region; the groove between the head and first trunk segment occupies the same position as the line separating the first and second valves of the shell in *Ischnochiton*; the growth zone is located in the same position in both; and in its later development as will be shown presently, metameric segmentation gives other evidences of having been derived from a type much like that existing in the Polyplacophora.

It is not known how the segmented shell arose in the Chitons. It appears probable that a dorsal cuticular covering arose in the trunk region of the trochophore which subsequently became charged with lime salts. This structure became variously modified, being coiled in the Gastropod, divided along the median dorsal line into two segments in the Lamellibranch, and transversely into eight in the Polyplacophora. Whether this cuticular covering was present in the trochophore before the Annelid and Mollusc diverged cannot at present be determined, nor whether Annelid segmentation arose in connection with it as in the Chitons, but if it be assumed that metamerism, whatever may have been its nature, arose in the ectoderm on the dorsal surface

of the trunk region of the trochophore, it will I think explain some of its peculiarities.

If we take such a type as that represented by the Chiton trochophore and attempt to modify it into a segmented Annelid larva several features present themselves which lead us to believe that metamerism in its development pursued much the same course as that presented in the following lines.

The dorsal portion of the first somatoblast in *Ischnochiton* is included in the shell and hence possesses a segmented character; the ventral occupies a position in the foot and is ciliated and non-segmented. And these two portions of the somatoblast grow in different ways; the dorsal part increases little in length but considerably in width; while the ventral area grows little in width but much in length. Let it be supposed that during the phylogenetic development the segmented portion increased in width and gradually extended more and more over the dorsal surface. Were it to continue to a sufficient extent its lateral borders would ultimately come in contact with the ventral strip and the first somatoblast and the remaining cell groups might have much the relations shown in diagram E, b. The first somatoblast would appear as a great group of cells but they would consist of two essentially unlike portions, a segmented and non-segmented, the latter located along the median ventral line, the former composing the larger portion of the trunk.

If the ontogenetic development were undisturbed by secondary factors the first somatoblast would probably exhibit these two methods of growth — one of width in the dorsal tract, and a forward growth of the cells behind the mouth whereby the ventral portion would be formed and the dorsal region would come in contact with the ventral in the manner described above for the phylogenetic development. But in thus increasing so greatly the area occupied by the first somatoblast secondary factors arise; precocious segregation endows it with an increased size when it first appears and a rapidity of development so great that before the mouth commences to shift the lateral borders of the somatic plate nearly meet on the median ventral line. As the mouth migrates the edges of the somatic plate conalesce behind it. There is no backward growth to form a ventral strip such as occurs in *Ischnochiton*. This latter portion is now produced by the fusion of the borders of the somatic plate in the process of conescence which is to be looked upon as a secondary phenomenon due to the excessively rapid development of the somatoblast. But although

the median ventral tract is produced by a new process this does not change its primitive character. It remains non-segmented while the remainder of the somatic plate possesses an opposite character. So that essentially the same conditions are realized as those which would occur in the larva with the slower more roundabout form of development.

From the ectoderm metamerism extended into the middle germ layer and we now have a theoretical type of larva which is realized in the Annelid trochophore.

According to this idea the ciliated ventral tract in the Annelids, from which the ventral nerve cord arises (Bauchfurch), is the homologue of the ventral, ciliated, non-segmented portion of the first somatoblast in *Ischnochiton*. Consequently it has no more to do with the mouth than any second or third quartette cells of other quadrants. In the earlier stages of the development of *Ischnochiton* both the second and third quartette cells extend between the prototroch and the blastopore and each contributes equally in all quadrants to the formation of the stomodaeum. And as has been shown in the foregoing pages this is not a phenomenon peculiar to Chiton but belongs also to Annelids and probably to Gastropods, which gives strength to the view that the mouth in *Ischnochiton* is not a secondarily modified structure. In this form for some time after the mouth commences to migrate to its final position the posterior tertiary stomatoblasts may be seen on its borders, and after these have disappeared the various quartettes retain relatively the same position until it has shifted at least 30°. Beyond this point the cells of the first somatoblast become indistinguishable from those of the neighboring third quartette; but it may be safely affirmed that the entire system of stomodæal cells migrates at least one third of the distance to the final position of the mouth.

In many Annelids the posterior borders of the blastopore con-
resce, as this latter migrates, producing the so called Gastrula-
raphe which coincides with the Bauchfurch. In such cases, after the
shifting of the embryonic axes is completed, the fused lips are said
to extend from the original position of the blastopore along the Bauch-
furch terminating in a non-fused portion, the permanent mouth. The
Gastrula-raphe, however, occurs entirely within the region of the first
somatoblast, while the remaining second and third quartette products
in *Amphitrite*, as MEAD's figures show, behave precisely as in *Ischno*-

chiton, as far at least as the stage represented in diagram E, b. And it is a noteworthy fact that the concrescence of the blastopore, lacking in *Ischnochiton*, is very intimately related to the concrescence of the first somatoblast — an obvious secondary modification — and it remains to be demonstrated that the Gastrula-raphé is not directly dependent upon the rapid growth of the first somatoblast and will be lacking when this latter feature is wanting.

Also upon this hypothesis it is possible to explain the non-segmented character of the ventral nerve cord in the Archiannelida and the slowness with which it becomes segmented in some other cases. It is taken for granted that since the trochophores of the Annelid and Chiton are nearly related organisms their respective nervous systems are homologous. In the Chiton the pedal cords are relatively far apart and they may arise in part or entirely from the third quartette in the foot, the position of which is probably represented in diagram E, f. And originally they may have formed from the third quartette on the ventral surface in the Annelid but in the enormous development of $2d$ these cells have become so shifted that they no longer form a conspicuous part of the ventral area. And if the nerve cords ever did arise from them they have become shifted from this position and now arise from the median non-segmented portion of the first somatoblast.

Assuming that the trunk of the Archiannelida is formed in the same way as in *Amphitrite* it may be claimed that the influence of the neighboring segmented portion of the somatic plate never extends to the non-segmented part from which the ventral cord arises. In other forms the evidences of metamerism appear but slowly and where it early appears it may be looked upon as a modification of the primitive condition.

The more detailed studies in Annelid development serve to show that during ontogeny the mesoblast is not necessarily the first layer to exhibit signs of metamerism. In *Nereis dumerilli* according to VON WISTINGHAUSEN ('91) metamerism arises simultaneously in the ecto- and mesoderm. WILSON ('92) in speaking of *Nereis limbata* says: "As elongation begins, the seta-sacs make their appearance and with them is given the first indication of metamerism." It seems from HATSCHKE's figures of the *Echiurus* trochophore that segmentation first appears in the ectoderm. MEAD states for *Amphitrite*: "the first indication of metamerism is a groove which appears a little behind

the prototroch and separates the head segment from that of the trunk" ¹⁾).

Finally regarding the relation of the head and trunk it follows from the above discussion that the Annelid pro- and peri-stomium are modified from the head vesicle and a small portion of the trunk. The prostomium probably arises from the head vesicle alone and is formed therefore from first quartette cells. The peristomium however is derived partly from the cells of the head vesicle and partly from the trunk. According to diagram E, e it includes all the various quartettes in the trunk save the first somatoblast which with the exception of a small portion lies posterior to it.

The "head" therefore is phylogenetically the older portion of the Annelid while the greater portion of the trunk is comparatively a late formation. Metameric segmentation belongs to the trunk region and is therefore secondary and I should look upon the pro- and peri-stomium as one segment or better perhaps as the portion of the trochophore which has undergone no segmentation.

Stanford University, Palo Alto,
California, May 1898.

1) Dr. MEAD has kindly sent me sections of the *Amphitrite* trochophore which show from one to three trunk segments clearly indicated in the ectoderm while the mesoblast remains entirely or but little differentiated. And he also writes me that *Clymenella* exhibits essentially the same characters as *Amphitrite*. This I also find true for a three-segmented *Nereis* (?) larva taken in abundance in the plankton of Monterey Bay.

Literature.

- '82. BLOCHMANN, F., Ueber die Entwicklung der *Neritina fluviatilis*, in: Z. wiss. Zool., V. 36.
- '91. CONKLIN, E. G., Preliminary note on the embryology of *Crepidula fornicata* and *Urosalpinx cinerea*, in: Johns Hopkins Univ. Circ., V. 10, No. 88.
- '92. — The cleavage of the ovum in *Crepidula fornicata*, in: Zool. Anz., Jg. 15.
- '97. — The embryology of *Crepidula*, in: J. Morph., V. 13, No. 1.
- '97. CHILD, A preliminary account of the cleavage of *Arenicola cristata*, in: Zool. Bull., Vol. 1, No. 2.
- '96. CRAMPTON, H. E., Reversal of cleavage in a sinistral Gastropod, in: Ann. New York Acad. Sc., V. 8.
- '87. FRAIPONT, J., Le genre *Polygordius*, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 24.
- '81. — Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Echiurus*, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 3.
- '88. HATSCHKE, B., Lehrbuch der Zoologie, Lief. 3.
- '93. HEYMONS, R., Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* LAM., in: Z. wiss. Zool., V. 56.
- '44. HINDS, R. B., The zoology of the voyage of H. M. S. Sulphur, V. 2.
- '97. HOLMES, S. J., Preliminary account of the cell-lineage of *Planorbis*, in: Zool. Bull., V. 1, No. 2.
- '85. KLEINENBERG, N., Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lepadorhynchus*, in: Z. wiss. Zool., V. 44.
- '94. KOFOID, C. A., On some laws of cleavage in *Limax*, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., V. 29.
- '79. KOWALEWSKI, A. O., Ueber die Entwicklung der Chitonen, in: Zool. Anz., No. 37.
- '82. — Weitere Studien über die Entwicklung der Chitonen, *ibid.* No. 113.
- '83. — Embryogénie du Chiton Polii (PHILIPPI) avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons, in: Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, V. 1, No. 5.
- '95. LILLIE, F. R., The embryology of the Unionidae, in: J. Morph., V. 10.
- '56. LOVEN, S., Ueber die Entwicklung von Chiton, in: Arch. Naturg., p. 206—210.
- '95. McMURRICH, J. P., Embryology of the isopod Crustacea, in: J. Morph., V. 2.
- '97. MEAD, A. D., The early development of marine Annelids, in: J. Morph., V. 13.

- '93. METCALF, M. M., Contribution to the embryology of Chiton, in: Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ.
 '93. PILSBRY, H. A., Manual of conchology, V. 14 and 15.
 '86. PATTEN, W., The embryology of Patella, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 6.
 '95. ROUX, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen.
 '93. STAUFFACHER, H., Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea, in: Jena. Z. Naturw., V. 28.
 '97. TREADWELL, A. L., The cell-lineage of Podarke obscura, in: Zool. Bull., V. 1, No. 4.
 '90. WATASE, S., Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the ovum, in: J. Morph., V. 4.
 '87. WHITMAN, C. O., The embryology of Clepsine, in: J. Morph., V. 1.
 '89. WILSON, E. B., The embryology of the earthworm, in: J. Morph., V. 3.
 '92. — The cell-lineage of Nereis, *ibid.* V. 6.
 '91. v. WISTINGHAUSEN, C., Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilli, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 10.

Description of Figures.

Plates 31—35.

All the figures are drawn with a camera lucida on the same scale with the exception of the last eight figures in Plate 35. The position of the nuclei and cell walls have been drawn as accurately as possible. The letters *A*, *B* represent the left and right anterior while *B* and *C* indicate the right and left posterior quadrants.

1a, *1b*, *1c*, *1d*, *1a*¹ etc. first quartette of ectomeres
2a, *2b*, *2c*, *2d*, *2a*¹ etc. second " " "
3a, *3b*, *3c*, *3d*, *3a*¹ etc. third " " "
4a, *4b*, *4c*, *4d*, *4a*¹ etc. fourth " " "
M.M mesoblast pole cells.

In the cleavage of a cell the upper product receives the smaller exponent thus:

$$1a \left\{ \begin{array}{l} 1a^1 \left\{ \begin{array}{l} 1a^{1.1} \\ 1a^{1.2} \end{array} \right. \\ 1a^2 \left\{ \begin{array}{l} 1a^{2.1} \\ 1a^{2.2} \end{array} \right. \end{array} \right.$$

The following reference letters have been used:

<i>A</i> Tegmental sense organ.	<i>Mv</i> Mucous cells.
<i>Blp</i> Blastopore.	<i>Oc</i> Eye.
<i>Ca</i> Lime-secreting cells.	<i>Sq</i> Second quartette.
<i>Cg</i> Cerebral ganglia.	<i>Sh</i> Shell.
<i>Fg</i> Foot gland.	<i>St</i> Stomodaeum.

The primary trochoblasts in Plates 2 and 3 have been colored yellow, and the mesoblast red.

Plate 31.

Fig. 1. Egg of *Ischnochiton magdalenensis*, side view showing first cleavage spindle and a portion of the chorion.

Fig. 2. Late stage in the second cleavage seen from above.

Fig. 3. Completion of second cleavage. Polar furrows represented. 4 cells.

Fig. 4. Third cleavage, showing leiotropic position of the spindles.

Fig. 5. Completion of the first quartette. Segmentation cavity. 8 cells.

Fig. 6. Fourth cleavage. Formation of primary trochoblasts and of second quartette. Animal pole.

Fig. 7. Later stage. Slightly accelerated division of the first quartette. 16 cells.

Fig. 8. Completion of primary trochoblasts and of second quartette. Second division of first quartette and formation of a third and last quartette of ectomeres.

Fig. 9. Same egg as Fig. 8 seen from above.

Fig. 10. Same stage as Fig. 8 seen from below.

Fig. 11. Position of macromeres seen after the formation of the third quartette. Vegetative pole. 24 cells.

Fig. 12. Later stage showing shifting and slight invagination of the macromeres. 32 cells.

Plate 32.

(Primary trochoblasts yellow; mesoderm red.)

Fig. 13. Side view showing division of primary trochoblasts and of the second quartette.

Fig. 14. Completion of cleavage shown in the preceding figure. Division of $1a^{1.2}$ etc. forming the accessory primary trochoblasts, first stages in the division of the apicals, $1a^{1.1}$ etc. 32 cells.

Fig. 15. Formation of the accessory primary trochoblasts.

Fig. 16. Division of $1a^{1.2.1}$ etc. to form basal and median cells of the cross. Cleavage of each primary trochoblast $1a^{2.1}$, $1a^{2.2}$, $1b^{2.1}$, $1b^{2.2}$ etc. Division of $2a^1$, $2b^1$ etc. to form the tip cell of the cross and the right post-trochal cell. First stages in the division of $2a^2$, $2b^2$ etc. First cleavage of the third quartette forming stomatoblasts. 38 to 62 cells.

Fig. 17. Slightly later stage than Fig. 16 seen from animal pole.

Fig. 18. Completion of divisions shown in Figs. 16 and 17. Division forming the posterior second quartette stomatoblast. 63 cells.

Fig. 19. Same egg seen from the left side.

Fig. 20. Vegetative pole, showing the position of the macromeres, third quartette stomatoblasts ($3a^2$, $3b^2$ etc.), and the posterior secondary quartette stomatoblast ($2d^{2.2}$). Division of $3a^1$ and $3b^1$ etc.

Fig. 21. Side view of same stage as Fig. 20. First and last division of the accessory trochoblasts $1a^{1.2.2}$ etc. 64 to 72 cells.

Fig. 22. Division of posterior macromeres to form mesoblast ($4d$). 72 to 73 cells.

Fig. 23. Division of posterior rosette cells, $1c^{1.1.2}$ and $1d^{1.1.2}$. Early cleavage of basal and median cross cells, $1a^{1.2.1.1}$, $1a^{1.2.1.2}$ etc. Belated division of accessory trochoblasts. Seen from animal pole. 73 to 85 cells.

Fig. 24. Same stage as shown in preceding figure, seen from below. Formation of remaining cells of the fourth quartette.

Plate 33.

(Primary trochoblasts yellow; mesoderm red.)

Fig. 25. Same stage as preceding figure, seen from the left quadrant.

Fig. 26. Posterior second quartette (first somatoblast) seen from the side. Cleavage of third quartette cells and of $2d^{2.1}$. 85 to 113 cells.

Fig. 27. Right quadrant of embryo slightly older than Fig 26 showing acceleration of third quartette cleavage in the posterior quadrants. Division of tip cell (secondary trochoblast).

Fig. 28. Same stage as Fig. 27 seen from vegetative pole. Delayed cleavage of the secondary stomatoblast, $2c^{2.2}$. Division of tertiary stomatoblasts, $3a^2$ etc. Bilateral cleavage of mesoblast.

Fig. 29. Slightly later stage than Fig. 28 showing cleavage of apicals, $1a^{1.1.2}$ etc. and the anterior rosette cells $1a^{1.1.1}$ and $1b^{1.1.1}$. Basal and median cells of the cross represented, the latter, $1a^{1.2.1.2}$ etc. dividing.

Fig. 30. Side view showing cleavage of the superior third quartette cells, $3a^{1.1.1}$, $3a^{1.2.1}$ etc. Division of right and left post-trochal cells, $2a^{1.2}$, $2a^{2.1}$ etc. Cleavage of $2a^{2.2.1}$ etc. 113 to 149 cells.

Fig. 31. Animal pole of about the stage shown in Fig. 30. Rosette series (Annelid cross) and basal and median cells of the Molluscan cross (these latter dividing).

Fig. 32. Vegetative pole showing cleavage of mesoblast cells; the second division of the posterior tertiary stomatoblasts; and the cleavage of the posterior secondary stomatoblast.

Fig. 33. Anterior view showing completion of cleavages represented in Fig. 30.

Fig. 34. Animal pole showing the rosette series; the characteristic arrangement of the basal cells of the posterior right, and left arms of the cross; two basal cells, $1a^{1.2.1.1.2.2}$ and $1c^{1.2.1.1.1.2}$, in a state of division.

Fig. 35. About the same stage as Fig. 34, showing first definite indication of the archenteron. Macromeres have invaginated and fourth quartette cells follow. Second quartette of the posterior quadrant occupies the bottom of a furrow. Secondary stomatoblasts of quadrants *A*, *B* and *C* colored yellow. Division of the tertiary stomatoblasts (anterior, smallest) and of $3a^{1.1.2}$, $3a^{1.2.2}$ and $3b^{1.1.2}$, $3b^{1.2.2}$.

Fig. 36. Same stage as Fig. 34 from posterior quadrant. Division of posterior basal cross cells, $1d^{1.2.1.1.1.1}$, $1d^{1.2.1.1.1.2}$, $1d^{1.2.1.1.2.1}$, $1d^{1.2.1.1.2.2}$. Cleavage of upper row of cells in third quartette (second row in first stages of division). $1d^{2.1.2}$ divides.

Plate 34.

Fig. 37. Arrangement of macromeres, fourth quartette and mesoblast in stage represented by Figs. 34, 35, 36. Formation of fifth quartette. Right side.

Fig. 38. Same as Fig. 37. Posterior view.

Fig. 39. Later stage in the invagination. Anterior tertiary and secondary stomatoblasts have divided and invaginated to a considerable extent; the posterior tertiary stomatoblasts remain on the surface of embryo to a greater degree. Posterior furrow along line of second quartette. Right and left secondary stomatoblasts are dividing. Cell $2a^{2.2.1.1}$ divides bilaterally, also $2a^{2.2.1.2}$.

Fig. 40. Division of fourth quartette $4a$, $4b$, $4c$. Cleavage of macromere *D*. Same embryo as one represented in Fig. 39.

Fig. 41. Late stage in the development of the rosette series (Annelid cross) and of the basal and median cells of the Molluscan cross. The lower hemisphere is somewhat triangular owing to the tendency of the anterior third quartette cells to invaginate (first stages shown in Fig. 39).

Fig. 42. 31 hour embryo, showing commencement of the blastopore migration; the bilateral character of the second quartette. Anterior rosette cells shown. First appearance of velar cilia.

Fig. 43. Upper hemisphere showing late stage in the development of the rosette series and arrangement of basal and median (cross) products. Same stage as Fig. 42.

Fig. 44. Same stage as Figs. 42 and 43 from left side. Growth zone occupies the second row of third quartette cells. Second quartette similar to one shown in Fig. 42.

Fig. 45. Same stage as three preceding figures, from posterior side, showing position of first somatoblast, and regular arrangement of first quartette cells (products of the posterior arm of the cross).

Fig. 46. Embryo of about 36 hours, dorsal view, showing perfectly regular arrangement of the third quartette cells; the position of the first somatoblast; and location of the growth zone, *Gz*.

Fig. 47. Side view of same stage as Fig. 46 from left side showing position of second quartette, post-trochal cells, and regular arrangement of the cells in the region of the future shell.

Fig. 48. Embryo of about the age shown in Fig 49, showing the position of the cerebral ganglia and apical sense organ.

Plate 35.

Fig. 49. Side view of well advanced embryo, showing migration of the mouth, position of the growth zone (*gz*) and the cerebral ganglia. The groove extending from the mouth to the prototroch indicates the position of the second quartette (*sq*).

Fig. 50. Same embryo as Fig. 49. Anterior view. The grooves indicate the position of the second quartette while the intervening areas are third quartette products.

Fig. 51. Later stage seen from ventral side. The mouth has reached the prototroch and the foot is distinctly outlined.

Fig. 52. Embryo immediately before escaping from the chorion seen from the side. In the region of the shell large cells (mucous ?) alternate with the very narrow bands of cells which ultimately secrete the calcareous salts. The shell has just commenced to advance onto the head vesicle. Mucous cells occur in the head vesicle and various parts of the body.

Fig. 53. Embryo 2 days after hatching, dorsal side, showing shape of head vesicle and the increased area of the lime secreting cells which alternate with the mucous cells. The velum has been cast off.

Fig. 54. Free-swimming larva. The shell has advanced onto the head vesicle to a greater extent than in Fig. 52.

Fig. 55. Embryo about 10 days after hatching. The head vesicle is flattened preparatory to forming the proboscis. Tegmental sense organs (aesthetes) appear in the shell.

Fig. 56. Later stage (13 days) showing later stages in the metamorphosis. The outlines of the proboscis now appear.

Fig. 57. End of 14. day, showing fusion of three portions of the shell.

Fig. 58. Ventral view of embryo of about the stage shown in Fig. 56. The mouth lies posterior to its final position. Opening of foot-gland occupies anterior border of the foot.

Fig. 59. Embryo 15 days after hatching. The mouth occupies its permanent position and the metamorphosis is complete.

Fig. 60. Dorsal view of embryo represented in Fig. 59.

*Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

Glandula thyreoidea und Glandula Thymus der Amphibien.

Von

Dr. **Hermann Bolau** in Hamburg.

Mit 11 Textfiguren.

Die Glandula Thymus und die Glandula thyreoidea des Menschen und der Thiere haben wiederholt die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen. Es sind im Laufe der Zeit eine ganze Anzahl von Arbeiten erschienen, die theils die fertigen Drüsen, theils die Entwicklung und die Herkunft derselben behandeln. Ein Theil der Arbeiten beschränkt sich auf Bau, Form und Inhalt, ein anderer auf die Untersuchung der Function der Organe.

Das Material für diese Arbeiten ist fast stets dasselbe; es ist das Material, wie es auch sonst zu Untersuchungen in medicinischen und zoologischen Instituten viel gebraucht wird und leicht zu beschaffen ist: Mensch, Hund, Katze, Rind, Schaf, Taube, Frosch u. a. m.

Nur wenige Forscher haben gelegentlich auch andere Objecte in den Kreis ihrer Untersuchungen gezogen.

Wohl hauptsächlich in Folge der Schwierigkeit, ausreichendes Material zu beschaffen, ist eine durchgreifende Untersuchung innerhalb einer ganzen Thierclassen bislang unterblieben.

Ich habe es nun im Folgenden versucht, einen anatomischen und histologischen Vergleich der Glandula Thymus und der Glandula thyreoidea in den verschiedenen Ordnungen der Amphibien durchzuführen.

Ich habe selbstredend nur einen geringen Theil meines theilweise sehr werthvollen Materials selbst sammeln können. Einen Theil erhielt ich aus den Sammlungen des Zoologischen Instituts der Uni-

versität Göttingen durch gütige Vermittlung des Herrn Geb. Reg.-Rath Prof. Dr. EHLERS; aus dem Hamburger Naturhistorischen Museum erhielt ich durch Herrn Dr. G. PFEFFER mit Erlaubniss des Herrn Dir. Prof. Dr. KRAEPELIN eine Reihe sehr schön conservirter Stücke; Herr Dr. BOHLS hatte die Freundlichkeit, mir Material aus seiner Reiseausbeute aus Paraguay zur Verfügung zu stellen; einen Theil endlich, darunter auch lebende Thiere, erhielt ich durch meinen Vater aus dem Zoologischen Garten zu Hamburg.

Allen diesen Herren erlaube ich mir, an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen, dass sie meine Arbeit durch Hergabe des Materials ermöglichten.

Material.

Ich gebe ein Verzeichniss des mir zu Gebote stehenden Materials nach:

Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum, London 1882, und

Catalogue of the Batrachia Gradientia s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum, London 1882.

I. Ecaudata.

a) Phaneroglossa.

Firmisternia.

Ranidae.

Rana tigrina DAUD., Ceylon. Zool. Garten Hamburg.

R. catesbiana SHAW. " " "

R. esculenta L., Umgebung Hamburgs.

R. temporaria L. " "

R. arvalis NILSS. " "

R. mascareniensis D. B., Madagascar. Naturh. Mus. Hamburg.

Rappia marmorata RAPP. " " "

Dendrobatidae.

Engystomidae.

Engystoma ovale SCHN., Paraguay. Dr. BOHLS.

Callula pulchra GRAY. Naturh. Mus. Hamburg.

Discophyidae.

Arcifera.

Cystignathidae.

Pseudis paradoxa L., Paraguay. Dr. BOHLS.

" " L. Larven, Paraguay. " "

- Paludicola fuscomaculata* STDCHNR., Paraguay. Dr. BOHLS.
Leptodactylus ocellatus L., Paraguay. „ „
L. caliginosus GIR., Paraguay. „ „
Limnodynastes peroni D. B. Zool. Mus. Göttingen.
Cryptotis brevis GTHR. „ „ „
Bufonidae.
Pseudophryne australis GRAY. Zool. Mus. Göttingen.
P. bibroni GTHR. „ „ „
Bufo calamita LAUR., Umgebung Hamburgs.
B. viridis LAUR. „ „ und Bozens.
B. vulgaris LAUR. „ „ „ „
B. melanostictus SCHN. Naturh. Mus. Hamburg.
B. marinus L. Zool. Garten Hamburg.
Hylidae.
Hyla crepitans WIED. Naturh. Mus. Hamburg.
H. nasica COPE. Paraguay. Dr. BOHLS.
Pelobatidae.
Pelobates fuscus LAUR., Innien, Mecklenburg.
„ „ „ Larven. Umgebung Hamburgs.
Discoglossidae.
Alytes obstetricans LAUR. Zool. Garten Hamburg.
Amphignathostomidae.
Hemiphractidae.
b) Aglossa.
Dactylethridae.
Xenopus muelleri PTRS. Naturh. Mus. Hamburg.
„ „ „ Larven. „ „ „
Pipidae.
Pipa americana LAUR. Zool. Mus. Göttingen.

II. Caudata.

- Salamandridae.**
Salamandra maculosa LAUR., Harz.
S. atra LAUR., Umgebung Bozens.
Molge cristata LAUR., Kl. Hagen bei Göttingen.
M. alpestris LAUR., Kl. Hagen bei Göttingen.
M. vulgaris LAUR. „ „ und Hainholzhof bei Göttingen.
M. rusconii GENÉ., Insel Sardinien.
M. waltli MICHAH. Zool. Mus. Göttingen.

Amblystomatinae.

Amblystoma tigrinum GREEN. Zool. Garten Hamburg.

„ „ GREEN, var. *alba*. „ „ „

*Plethodontinae.**Desmognathinae.**Amphiumidae.*

Megalobatrachus maximus SCHLEG. Zool. Garten Hamburg.

Proteidae.

Proteus anguinus LAUR. Zool. Mus. Göttingen und
Zool. Garten Hamburg.

*Sirenidae.***III. Apoda.***Coeciliidae.*

Siphonops annulatus MIK., Paraguay. Dr. BOHLS.

Literatur.

1. AFANASSIEW, B., Ueber Bau und Entwicklung der Thymus der Säugethiere, in: Arch. mikr. Anat., V. 14, 1887.
2. BABES, E. C., Researches on the minute structure of the thyroid gland, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1881.
3. BRONN, H. G., Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 2, Amphibia. Leipzig u. Heidelberg 1873/78.
4. ECKER, A., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864/82.
5. FISCHER, J. G., Anatomische Abhandlungen über die Perenni-branchiaten und Derotremen, 1. Heft, 1864.
6. FLEISCHL, ERNST, Ueber den Bau der sogenannten Schilddrüse des Frosches, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 57, Abth. 1, 1868, p. 75—78.
7. HYRTL, *Cryptobranchus japonicus*. Schediasma anatomicum.
8. HUSCHKE, E., Ueber die Umbildung des Darmcanals und der Kiemen der Froschquappen, in: Isis, OKEN, 1826.
9. —, Ueber die Kiemenbögen und Kiemengefäße beim bebrüteten Hühnchen, *ibid.* 1827.
10. —, Ueber die Kiemenbögen am Vogelembryo, *ibid.* 1828.
11. KOHN, A., Studien über die Schilddrüse, I, in: Arch. mikr. Anat., V. 44, 1895.
12. —, derselben Arbeit Theil II, *ibid.* V. 48, 1897.
13. KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere, 2. Aufl., Leipzig 1879.

14. LANGENDORFF, Beiträge zur Kenntniss der Schilddrüse, in: Arch. Anat. Physiol. (Suppl.-Bd. z. Physiol. Abth.), 1889.
15. LEYDIG, F., Ueber die Thyreoidea und Thymus einiger Batrachier, in: FRORIEP's Tagsber. 457, Febr. 1852.
16. —, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.
17. —, Lehrbuch der Histologie, Hamm 1857.
18. MAURER, F., Schilddrüse und Thymus der Teleostier, in: Morph. Jahrb., V. 11, 1885.
19. —, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, *ibid.* V. 13, 1888.
20. DE MEURON, P., Recherches sur le développement du Thymus et de la Glande Thyroïde, Genève 1881.
21. MÜLLER, W., Ueber die Entwicklung der Schilddrüse, in: Jena. Z. Med. Naturw., V. 6, 1870/71.
22. PEREMESCHKO, Ein Beitrag zum Bau der Schilddrüse, in: Z. wiss. Zool., V. 17, 1867.
23. POINCARÉ, Contribution à l'histoire du corps thyroïde, in: J. Anat. Physiol., 1877.
24. SANDSTRÖM, in: Jahresb. Fortschr. Anat. Physiol., V. 9. (Bericht über SANDSTRÖM's Arbeit.)
25. SCHAPER, A., Ueber die sog. Epithelkörperchen (Gl. parathyreoidea) in der seitlichen Nachbarschaft der Schilddrüse und in der Umgebung der Arteria carotis der Säuger und des Menschen, in: Arch. mikr. Anat., V. 46.
26. v. SIEBOLD, C. TH., und STANNIUS, H., Handbuch der Zootomie, Berlin 1856.
27. SIMON, JOHN, Vergleichende Anatomie der Schilddrüse, in: Isis, 1848, p. 1008—1009.
28. STIEDA, L., Untersuchungen über die Entwicklung der Gl. Thymus, Gl. thyreoidea und Gl. carotica, Leipzig 1881.
29. WAGNER, R., Handwörterbuch der Physiologie, V. 4.
30. WIEDERSHEIM, R., Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere, 2. Aufl., Jena 1886.
31. ZEYSS, O., Mikroskopische Untersuchungen über den Bau der Schilddrüse. Dissertation, Strassburg 1877.

Die Autoren unterscheiden im Wesentlichen bei den Amphibien zweierlei Arten von Drüsen: erstens solche, die ventral im Bereich der zur Zunge verlaufenden Gefässe liegen, Glandulae thyreoideae; zweitens Drüsen, die dorsal im Bereich der Kiemengefässe liegen, oberhalb des Unterkieferwinkels, Glandulae Thymus.

Die Drüsen zeigen bei den Ordnungen eine Verschiedenheit in der Lage, in Form, Bau und Inhalt.

Die Glandula Thymus und die Glandula thyreoidea der Amphibien sind schon lange bekannt. In ältern Arbeiten findet sich meist nur eine kurze Angabe über Lage und Zahl der Drüsen bei den gewöhnlichsten Amphibien.

FLEISCHL (6) schildert den Bau der „sogenannten Schilddrüse des Frosches“: Die äusserste Schicht ist eine Bindegewebsschicht, deren Fasern regelmässig und parallel geordnet sind. Von der Bindegewebsschicht gehen nach innen Platten und Leisten und durchsetzen das Gewebe des Organs, indem sie es in kleinere Räume theilen. Hierin liegen Zellen, die sich nicht berühren; sie liegen wie in einem Gerüste. Der Zelleib ist fein granulirt.

Zwischen den Bindegewebszügen und den Zellen liegen nebenbei Fettzellen.

An einem nach aussen gewendeten Hilus treten Gefässe und Nerven ein. Letztere verzweigen sich noch im Bindegewebe, die feinem Aeste dringen in die Zellenhaufen, wo sich die doppelt contourirten Fasern weit verfolgen lassen.

C. TH. v. SIEBOLD und H. STANNIUS (26) geben die Lage der Drüsen folgendermaassen an: Die Thymusdrüse der Amphibien liegt als paariges Organ in unmittelbarer Nähe der Vena jugularis und der sie begleitenden Lymphgefässe, in der Nähe des Kopfes oder am Eingange in die Brusthöhle; erstere Lage findet sich bei den Amphibia dipnoa, letztere bei Amphibia monopnoa. Bei Perennibranchiaten und Gymnophionen liegt die Drüse unter der Haut an der untern Grenze der dorsalen Muskelmasse; bei *Siredon* und *Proteus* über und zum Theil vor den Kiemen; bei *Menopoma* vor dem obern Ende der Kiemenpalte; bei *Coecilia* über dem Zungenbeinmuskel und hinter den Unterkiefermuskeln. Jede Thymus besteht aus 3—5 in der Längsrichtung des Drüsenkörpers an einander gereihten, meist blassen Läppchen.

Bei *Salamandra* liegt jederseits ein verhältnissmässig kleiner Drüsenkörper über dem Ende der verbundenen hintern Zungenbeinhörner an der Vena jugularis. Die Gl. thyreoidea liegt ausserhalb des Herzbeutels unter der Stelle, wo der Bulbus arteriosus sich in zwei Bogen theilt.

LEYDIG (15/17) giebt für Vertreter aus den verschiedensten Gruppen der Amphibien Lage und Bau der Drüsen an: Die Glandula thyreoidea der Anuren ist ein paariger, grosser, grauröthlicher Körper, durchschnittlich 4,5 mm gross, und entweder der Zungenvene angeheftet oder der Arterie, oder er steht auch nur durch einen kleinen Zweig der Arterie oder Vene mit diesen Gefässen in Zusammenhang.

Mikroskopisch erscheint die Thyreoidea als grosse, vollkommen geschlossene Blase, die von einem so engmaschigen Capillarnetz umspannen ist, dass im Zustande starker Anfüllung desselben die Drüse tiefroth erscheint. Die Blase ist angefüllt mit einer Körnchenmasse, die zum Theil Fett zu sein scheint, und unmittelbar an der Wand unterscheidet man eine Zellenlage, die als Epithel die Innenfläche überzieht. In der Nähe dieses Organs liegen aber noch ein oder zwei weit kleinere, geschlossene Blasen, die sich in ihrer Structur vollkommen so verhalten wie der grosse Körper und diesem nur an Grösse nachstehen. Die Follikel haben dasselbe engmaschige Capillarnetz.

Auch bei Urodelen beschreibt LEYDIG die Schilddrüse. Bei *Triton punctatus* [*Molge vulgaris* LAUR.] liegt sie in der Kehlgegend an den zur Zunge verlaufenden Gefässen als ein paariges, kleines, durchscheinendes Knötchen, das in seinem histologischen Bau vollkommen mit dem der Säugethiere übereinstimmt und aus schönen, geschlossenen Blasen, mit wenig Bindegewebe dazwischen, besteht; die Blasen sind innerlich ausgekleidet von einem einfachen Epithel, und das Lumen der Blasen ist erfüllt von einer klaren Flüssigkeit.

Beim Landsalamander liegt die Thyreoidea wie bei *Triton* in der Kehlgegend an den Blutgefässen, welche aus dem Truncus arteriosus kommen und nach vorn zu den Zungenbeinmuskeln verlaufen.

Bei *Proteus* ist die Thyreoidea unpaar, klein und liegt in der Mittellinie der Kehle an den Blutgefässen. Sie besteht aus nur wenigen — 3 bis 15 — Blasen; die einzelnen Blasen messen 0,140—0,175 mm, haben ein schönes, deutliches Epithel, und den übrigen Raum der Blasen nimmt in vielen Fällen ein Colloidklumpen ein, der wieder mehrere helle Flecken, die sich wie Lücken ausnehmen, zur Ansicht gewährt.

Bei *Coecilia* fand LEYDIG die Thyreoidea stecknadelkopfgross und hinter dem Zungenbeinhorn an den die Zunge versorgenden Blutgefässen gelegen; und wie sie schon dem freien Auge ein körniges Aussehen darbietet, so zeigt sie sich auch mikroskopisch aus geschlossenen Blasen bestehend in einem gemeinsamen Bindegewebestratum.

Die Glandula Thymus der Anuren schildert LEYDIG (15/17) als ein grauröthliches, nicht immer pigmentirtes Körperchen von 3,75 bis 4,50 mm Grösse, hinter dem Kieferwinkel gelegen. Sie liegt frei im Bindegewebe, ist scharf abgegrenzt, von Gestalt rundlich oder länglich und aus lauter 0,054—0,115 mm breiten Schläuchen zusammengesetzt, die ihr blindes Ende nach aussen kehren, mit dem andern Ende aber in einen Centralhohlraum der ganzen Drüse einmünden. Diese Schläuche sind von Blutgefässen sehr regelmässig umstrickt,

und sie selber sowie das allgemeine mittlere Lumen sind mit folgenden Elementen angefüllt:

1) mit 0,0045—0,009 mm grossen, hellen, klaren Kernen und Zellen, die nach Wasserzusatz scharfe Umrisse annehmen, nach Essigsäure auch etwas gelblich werden.

2) mit Zellen, die durch ihre Grösse sich schon von den vorhergehenden auszeichnen, dann auch dadurch, dass sie ein gewisses eiweissartiges Aussehen haben. Sie sind in weit geringerer Zahl vorhanden, als die ersten.

Auch bei andern Anuren, wie z. B. bei *Bufo maculiventris* [= *B. marinus* L.] und *Bufo variabilis*, ist von LEYDIG eine Thymus nachgewiesen.

Die Thymus (LEYDIG, 15/17) liegt bei *Triton* unmittelbar unter der Haut, hinter dem Unterkieferwinkel als ein nicht ganz linien-grosses, am lebenden Thiere grauröthliches Körperchen. Es ist zusammengesetzt aus Blasen, die reichlich von Blutgefässen umspinnen erscheinen, ohne Pigment sind und so dicht von einem zelligen Inhalt erfüllt sind, dass es noch näherer Untersuchung bedarf, ob die Blasen nach allen Seiten geschlossen sind oder ob sie nicht in einen oder mehrere gemeinschaftliche, aber dann auch abgeschlossene Centralräume des ganzen Drüsenkörpers münden. Was den Inhalt der Blasen betrifft, so besteht derselbe nach LEYDIG aus unzähligen blassen, rundlichen oder auch nach einer Seite hin etwas spitzigen Zellen, die einen klaren Nucleus einschliessen. Zwischen diesen, die Hauptmasse darstellenden, Körperchen kommen andere, wenn auch weit weniger zahlreich eingestreute Gebilde vor, welche, weit grösser als die vorhergehenden, um ein helles Centrum Schichten einer klaren Substanz haben.

Beim Salamander liegt die Thymusdrüse als ein im längsten Durchmesser 4''' grosses, weiches, lappiges Gebilde unmittelbar unter der Haut, am hintern Ende des Kopfes, unmittelbar unter den Parotiden. Es besteht, ebenfalls nach LEYDIG, aus grossen, von Blutgefässen umspinnenen Blasen, und diese sind angefüllt mit klaren zelligen und kernigen Elementen, welche 0,006''' grosse Kerne einschliessen. Jeder Kern enthält mehrere Nucleoli, oder der Kern ist einfach oder mehrfach eingeschnürt, und auf jedes Kernsegment kommt ein Nucleolus. Ein kleiner Lappen der Thymus, nach unten und hinten zu gelegen, ist stark schwarz pigmentirt, während die Hauptmasse fast vollständig pigmentfrei ist.

Bei *Siredon pisciformis*, *Menopoma*, *Amphiuma* und *Menobranchnus* war die Thymus auch schon länger bekannt; FISCHER, (5); LEYDIG, (15-17).

Bei *Siredon pisciformis* liegt sie zwischen dem obern Theile der Kiemenbogen und den Muskeln der Wirbelsäule in Form eines weisslichen, weichen Organs, das mikroskopisch dieselbe Structur zeigt wie die Thymus des Wasser- und Landsalamanders (LEYDIG).

Die Thymus des *Proteus anguinus* ist zuweilen ausserordentlich klein. Sie liegt auch hier unmittelbar unter der Haut, hinter dem Kopf, seitlich im Nacken, hinter den Kiemen und besteht aus mehreren hinter einander liegenden Abtheilungen, welche in ihrer histologischen Structur ebenfalls mit der des Land- und Wassersalamanders übereinstimmen.

Die Drüse der *Coecilia annulata* erscheint nach Wegnahme der äussern Haut im Nacken an derselben Stelle, wo sie bei allen eben beschriebenen Urodelen ruhte, hinter und über dem Unterkieferwinkel. Sie ist dann noch umhüllt von einer etwas pigmentirten Bindegewebsschicht, welche auch die zunächst gelegenen Muskelgruppen überzieht. Die Drüse ist, nach LEYDIG, braungelblich und besteht aus vier hinter einander liegenden Blasen, mit körniger Masse gefüllt, die in der Mitte jedes Follikels intensiv gelb gefärbt ist.

Wenn wir jetzt noch die Glandula thyreoidea und die Gl. Thymus der Amphibien mit denjenigen höherer Thiere vergleichen, so finden wir Folgendes. Die Schilddrüse der höhern Thiere besteht aus einem Aggregat zahlreicher, mit einem wasserhellen, eiweissartigen Inhalt gefüllter, runder Blasen, zwischen welche sich Trabekel von der das gesammte Organ umgebenden, fibrösen Aussenhülle hineinziehen (WIEDERSHEIM, 30). Es entspricht die Schilddrüse der höhern Thiere der colloiden Drüse der Amphibien. Die zweite Form der Körnchendrüsen tritt bei den höhern Thieren nicht in die Erscheinung. Auch fehlt den höhern Thieren das Unbeständige, welches die Schilddrüse der Amphibien beeinflusst.

Eine schärfere Uebereinstimmung finden wir in dem Verhalten der Thymus der Amphibien und derjenigen der höhern Thiere. Sie ist in beiden Fällen ein weiches, lappiges Organ, bestehend aus einem gefässreichen Bindegewebegerüst. In ihm liegen zellige Elemente, zunächst solche, die als farblose Zellen in Mengen auftreten, und dann grössere, geschichtete Körperchen, die einzeln erstern eingelagert sind, die sog. HASSAL'schen Körperchen.

I. Glandulae thyreoideae der Amphibien.

1. Gang der Untersuchung.

Die Untersuchung der Drüsen geschah zunächst makroskopisch mit dem Skalpell. Es wurde die Lage derselben zur Musculatur, zum Nervensystem und zu den Blutgefäßen untersucht. Hernach wurden die Drüsen theilweise im frischen Zustande mikroskopisch untersucht, in den meisten Fällen in situ oder isolirt herausgenommen, gehärtet und geschnitten. Zur Härtung benutzte ich neben Alkohol Formalin, Sublimat, FLEMMING'sche Lösung, Chromessigsäure und Chromkalilösung. Gefärbt wurde, im Stück oder im Schnitt, mit Boraxkarmin, EHRLICH-BIONDI'scher 3-Farblösung, Hämatoxylin-Eisenlack nach M. HEIDENHAIN, Hämatoxylin-Chromkali, Hämatoxylin-Eosin u. a. m.

Die Präparation, zunächst der ventralen Drüse, geschah in folgender Weise: Das Thier wurde in der Rückenlage fixirt und die Haut der Bauchdecke durch einen medianen Schnitt vom Unterkieferwinkel bis zum After gespalten, so dass die ventrale Musculatur frei lag. Ein weiterer medianer Schnitt wurde tiefer gelegt. Dieser trennt den Schultergürtel und die Brust- und Bauchmusculatur aus einander. Jetzt ist es möglich, die Vorderextremitäten aus einander zu ziehen und seitlich zu fixiren. Die Musculi sternohyoidei wurden von ihrer Verbindung mit dem Os coracoideum und Os hyposternum gelöst und in ihre normale Lage zurückgelegt. Ein medianer Schnitt vom Musculus submentalialis und dem Unterkieferwinkel theilt den Musculus submaxillaris, der seitlich über den Unterkiefer zurückgeschlagen wird.

Nun liegt in der Mitte der Musculus hyoglossus, lateral beiderseits neben ihm die Musculi geniohyoidei, unter denen, von der untern Fläche des Os hyoideum und dem vordern Rande der Cornua thyreoidea kommend, die Musculi sternohyoidei hervortreten und in der Richtung der Musculi geniohyoidei nach hinten verlaufen. Lateral treten die Musculi omohyoidei mit ihrer Insertion an der ventralen Fläche des Os hyoideum hervor, um lateral und rückwärts an den vordern Rand der Scapula zu verlaufen.

Dieses Bild wiederholt sich bei sämtlichen untersuchten Amphibien mit geringen Abweichungen; manchmal rückt das Zungenbein weiter nach hinten, und damit auch die Insertionen der Zungenbeinmuskeln.

Von Arterien ist die Arteria lingualis zu erwähnen, die, von der Carotis entspringend, nach vorn und etwas gegen die Mediane verläuft, die Musculi geniohyoidei versorgt und auf der untern Fläche des Os hyoideum unter dem lateralen Rande des Musculus hyoglossus nach vorn geht.

An Venen findet man in dieser Region die Vena jugularis externa, die aus der Vereinigung der Vena lingualis und Vena maxillaris entsteht und nach hinten in die Vena cava superior eintritt.

Schlägt man nun den Musculus sternohyoideus zur Seite, so findet man im Winkel dieses Muskels mit dem Musculus omohyoideus die Glandula thyreoidea. Ihre Lage zum Scheitelpunkt des Winkels variiert etwas und soll unten im Speciellen näher bezeichnet werden.

Die Drüse wird von der Arteria lingualis selbst oder von Nebenästen dieses Gefässes versorgt. Ebenso tritt die Vena jugularis externa in Beziehung zur Drüse und scheint häufig völlig mit der Drüse zu verwachsen.

Mikroskopisch zeigen die ventralen Drüsen manchmal das Bild, welches LEYDIG entworfen hat:

„Der Inhalt der Blasen besteht beim Frosch aus einer feinkörnigen Masse, die zum Theil Fett zu sein scheint; die Blasen der Glandula thyreoidea führen aber nie Colloid oder eine klare Flüssigkeit“; oder wie LEYDIG es für *Proteus* angab: „Die einzelnen Blasen haben ein schönes deutliches Epithel, und den übrigen Theil der Blase nimmt in vielen Fällen ein Colloidklumpen ein, der wieder mehrere helle Flecken, die sich wie Lücken ausnehmen, zur Ansicht gewährt.“

Meine Untersuchungen haben nun ergeben, dass bei den Amphibien folgende vier Formen nach dem Drüseninhalt auftreten.

1) Die Form, welche LEYDIG für den Frosch angegeben hat.

2) Die Drüse erscheint, wie LEYDIG es für *Proteus* angab: Die Glandula thyreoidea besteht aus einer grössern oder geringern Anzahl von Blasen. Dieselben werden von einem einschichtigen Epithel umgrenzt, zwischen den Blasen tritt mehr oder weniger Bindegewebe mit Blutgefässen auf. Der Inhalt der Blasen besteht aus Colloid.

3) Eine Mittelform. Man hat in einer Drüse sowohl Blasen mit Colloid auftreten sehen, wie auch Partien, die mit einer Körnchenmasse erfüllt sind.

4) Eine Mittelform, indem bei ein und demselben Thiere mehrere Drüsen vorhanden sind, von denen — in der Regel nur eine einzige — die einen nach dem obigen zweiten Typus, die andern nach dem ersten Typus gebaut sind.

Bevor ich nun zur speciellen Beschreibung der Drüsen bei den einzelnen Vertretern der Amphibien übergehe, will ich noch kurz einige Bemerkungen über den Drüseninhalt, das Colloid einer-, die Körnchenmasse andererseits einschleichen.

Das Colloid. ZEYSS beschreibt (31) die Colloidmassen von Mensch,

Kaninchen, Hund, Katze, Ratte, Schaf und Kalb: Den kleinsten Follikeln fehlt ein Lumen. Später scheidet sich eine klare Flüssigkeit ab mit wenig scharf contourirten, körnig zerfallenden Zellen, Protoplasma-resten, Kernen, Fettkörperchen, Cholesterin, oxalsauren Kalkkrystallen. Schon in den kleinern Follikeln treten colloide Massen auf. Bei Präparation aus Solutio Mülleri erscheinen sie als homogene, selten leicht getrübbte, runde oder bohnen- und eiförmige Klumpen von eigenthümlich bläulich oder gelblich schimmerndem Glanze und oft mit concentrischer Schichtung. Anfangs liegen diese colloiden Klümpchen in der Flüssigkeit suspendirt, später lagern sich mehr Schichten der Peripherie an, bis sie das ganze Lumen ausfüllen.

PEREMESCHKO (22) hat nur Säugethiere und Vögel untersucht, meint aber für diese Thiere, dass die Grösse und der Inhalt mit dem Alter variire. Bei jungen Thieren ist der Inhalt eine feinkörnige Masse mit einfachen Kernen oder Zellen mit Kernen; bei etwas ältern Thieren ist schon durchsichtiges Colloid vorhanden, die Drüsenfollikel alter Thiere sind selten ohne Colloid.

MÜLLER (21) sagt: Die Follikel haben eine centrale, scharf begrenzte Höhle, die farblose Flüssigkeit oder blassgelbe Gallerte führt.

Nach BABER (2) ist das Aufnahmevermögen des Colloids nach dem physiologischen Zustande und der Dichte verschieden. Beim Frosch liegen in der homogenen Masse der Thyreoidea braune Pigmentmassen, wahrscheinlich ein Product eines Entweichens rother Blutkörperchen in die Follikel; letzteres ist aber nicht sicher nachgewiesen. LEYDIG (15-17, siehe auch oben S. 663 ff.) nennt den Follikelinhalt der Urodelen „klare Flüssigkeit“, bei *Proteus* spricht er von einem „Colloidklumpen, der wieder mehrere helle Flecken, die sich wie Lücken ausnehmen, zur Ansicht gewährt“.

Ich konnte eine Glandula thyroidea von *Megalobatrachus maximus* SCHLEG. untersuchen. Die Drüse, deren anatomische Lage ich unten behandeln werde, bot in Folge ihrer Grösse — 6 cm Länge bei 1,5 cm Breite — ein vortreffliches Object für die Beobachtung der frischen Drüse. Schnitt man nämlich die Drüse durch, so traf man auf dem Schnitt in einer ziemlich festen Grundsubstanz auf viele an Grösse sehr wechselnde Hohlräume. Die grössten hatten ungefähr die Grösse eines Hirsekorns. Die Hohlräume waren prall gefüllt mit einer glänzenden dunkelbraunen und compacten Masse, dem Colloid. Durch Druck konnte man leicht die Colloidklumpen aus ihrer Umgebung loslösen. Sie stellen dann rundliche, ziemlich feste, an der Oberfläche glatte Massen dar; von einer Lückenbildung am Rande,

von der LEYDIG bei der Glandula thyreoidea von *Proteus* spricht und die auch bei meinen Schnittpräparaten des *Megalobatrachus maximus* SCHLEG. zur Erscheinung kommt, war makroskopisch auch mit der Lupe nichts zu bemerken. Colloid ist in Wasser oder physiologischer Salzlösung homogen und durchscheinend.

In Alkohol ändert es sein Aussehen nicht, es schrumpft aber.

Essigsäure bewirkt eine Quellung des Colloids; in frischen Drüsenpartikelchen eines Feuersalamanders dehnten sich die Colloidklumpen unter dem Einfluss stärkerer Essigsäure während der Beobachtung durch das Mikroskop um die Hälfte ihres Volumens aus. Nachheriges Auswaschen mit physiologischer Salzlösung brachte die Klümpchen auf die ursprüngliche Grösse zurück. Essigsäure bewirkt eine leichte Gelbfärbung.

Salpetersäure färbt das Colloid braun und lässt es schrumpfen. Längere Einwirkung der Säure zerstört das Colloid.

Kalilauge bewirkt eine Quellung, verdünnte Lauge zerstört das Colloid vor dem Bindegewebe.

Iod färbt das Colloid gelb bis tiefbraun.

Chrom- und Osmiumsäure erweisen sich als beste Conservierungsmittel (LANGENDORFF, 14), da sie das Colloid nicht quellen lassen.

Farbstoffe werden vom Colloid in mannigfacher Form leicht und reichlicher aufgenommen als vom umgebenden Gewebe. Auf den Präparaten kann man in vielen Fällen mit blossen Auge die Colloidklumpen als intensiv gefärbte Punkte wahrnehmen.

Das Colloid ist meiner Ansicht nach ein eiweissartiger Körper, der im frischen Zustande die Drüsenfollikel vollständig ausfüllt, bei der Fixation und der damit verbundenen Wasserentziehung aber sich so verhält, wie jede derartige Masse es that, er zerklüftet, nimmt eine schalige Structur an, wird an der Oberfläche uneben und bekommt hier das Aussehen, als sei es angefressen. LANGENDORFF (14) hat darauf hingewiesen, dass bei geeigneter Conservirung diese Begleiterscheinungen der Fixation fortfallen. Ich habe, ihm folgend, den Kopf eines kleinen Triton in 2-proc. Osmiumsäure fixirt, und die Schnitte zeigten dann die Bestätigung der Angabe LANGENDORFF's, die Colloidmassen füllten die Follikel vollkommen aus; Bindegewebe und Gefässe treten im Innern der Colloidblasen nicht auf.

Meine Schnittpräparate von *Xenopus muelleri* PTRS. zeigen ein anderes Bild des Colloids. Die Epithelien liegen hier im Innern der Colloidklumpen. Diese scheinen in Folge von Wasseraufnahme gequollen zu sein, und darauf ist die Zerstörung der Follikelwandung zurückzuführen.

Die Körnchenmasse. Die Drüsen, welche eine Körnchenmasse als Inhalt führen, sind von einem maschigen Bindegewebe durchzogen, dem die Körnchen und in manchen Fällen Capillaren eingelagert sind.

FLEISCHL (6, s. oben S. 662) erwähnt die Körnchen oder, wie er sie nennt, Zellen und sagt, der Zelleib ist fein granulirt.

LEYDIG (16, 17, s. oben S. 662 ff.) bemerkt von der Körnchenmasse, sie scheine zum Theil Fett zu sein.

WIEDERSHEIM (30): Der Bau der Schilddrüse des erwachsenen Frosches ist wie die Thymus von einer bindegewebigen Kapsel umgeben, von der Zweige ins Innere dringen. Diese bilden ein feines Netzwerk, in dessen Maschen lymphoide Zellen eingelagert sind. — Es ist also die Schilddrüse keine acinöse Drüse mehr, sondern in die Reihe der lymphatischen Körperchen gerückt.

In der neuen Auflage seines Lehrbuchs spricht WIEDERSHEIM nur von einer acinös gebauten Schilddrüse der Batrachier.

In meinen mikroskopischen Präparaten erscheinen die Körnchen in den einzelnen Drüsen ziemlich gleich, es sind runde, manchmal etwas ausgezogene Gebilde, ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,0023 und 0,0066 mm. Sie nehmen begierig Farbstoffe auf. Im Innern weisen sie stets mehrere Nucleolen auf.

Neben diesen Präparaten beobachtete ich auch lebendes Material von *Rana temporaria* L. und *Bufo vulgaris* LAUR. Ich entnahm dem betäubten Thiere die isolierten Drüsen und zerzupfte sie in physiologischer Salzlösung. Bei scharfer Vergrößerung (WINKEL, Oc. 1, Obj. 8) hatte man folgende Materien im Bilde. Zunächst, als unvermeidliche Beigabe, zerrissene Gewebs- und Muskelfasern sowie rothe Blutkörperchen. Dann fehlen nie winzig kleine, glänzende Kügelchen, die in fortwährender oscillirender Bewegung sich befinden. Es sind wahrscheinlich Fettkügelchen.

Als Hauptbestandtheil erhält man aber eine Unmasse der Körnchen des Drüseninhalts. Sie haben eine so grosse Aehnlichkeit mit den weissen Blutkörperchen, dass man wohl annehmen darf, dass sie selbst weisse Blutkörperchen sind. Im Leben zeigt sich auf einem Gesichtsfelde (WINKEL, Oc. 1, Obj. 8) fast die ganze Formenmenge der amöboiden Leukocyten ¹⁾. Vergleicht man ein Präparat, welches

1) Ich möchte hier noch darauf hinweisen, dass man aus der Gl. thyreoidea lebender Frösche oder Kröten Präparate leicht auf oben angegebene Weise für Demonstrationszwecke und zum Studium amöboider Bewegung herstellen kann, die mehr bieten als die üblichen Präparate aus dem Blute oder der Lympe.

aus der Lymphe eines Lymphsackes desselben Thieres, hergestellt ist, mit dem Drüsenpräparat, so kann man sich sehr bald von der Uebereinstimmung der entsprechenden Elemente überzeugen. Die „Körnchen“ in den Schnittpräparaten sind nun freilich auf den ersten Anblick im Aussehen von den lebenden abweichend. Sie sind rundlich, haben eine glatte Oberfläche und ein körniges Aussehen. Die lebenden Zellen sind zunächst immer etwas grösser als die conservirten. Ihr Aussehen ist hyalin, das Innere zeigt eine schwach körnige Structur. Ihre Oberfläche ist in vielen Fällen glatt. Beobachtet man aber eine derartige Zelle längere Zeit, so wird man in den meisten Fällen eine Bewegung wahrnehmen. Pseudopodien werden ausgesandt, der ganze Körper verändert seine Form und bewegt sich gleitend fort. Trifft man eine günstige Stelle, so kann man die verschiedensten Formen neben einander betrachten und ihre gegenseitige Ortsveränderung verfolgen.

Um nun den Vergleich der lebenden mit den conservirten Leucocyten der Drüsen zu vollenden, ist es nöthig, die lebenden Präparate unter dem Mikroskop zu färben und zu conserviren, also dieselben Einwirkungen auszuüben, die die Schnittpräparate erfahren haben. Zu diesem Zwecke färbte ich unter dem Deckglas mit Boraxkarmin, welcher Farbstoff begierig aufgenommen wurde. Darauf behandelte ich die Präparate mit Alkohol steigender Concentration. Die Zellen wurden rundlich, ihre Oberfläche glatt. Mit dem Ocular-Mikrometer konnte ich deutlich die Protoplasmaschrumpfung in Folge Wasserentziehung verfolgen. Ueberführen in Xylol und Canadabalsam ergab dann die fertigen Präparate. Nun haben die Kerne der Leucocyten durchaus dasselbe Aussehen wie diejenigen der Schnittpräparate angenommen. Der einzige Unterschied beruht darin, dass die Kerne der Schnitte mir um ein Minimales kleiner erscheinen als die andern. Aber ich glaube nicht, dass hierin ein grosser Unterschied gefunden werden kann, denn erstens differirt die Grösse der Kerne individuell etwas, und dann sind die Präparate, die die Schnitte lieferten, wohl sorgfältiger und gründlicher entwässert worden und also auch mehr geschrumpft als die unter dem Mikroskop in kurzer Zeit hergestellten. Die Kerne liessen in beiden Fällen Nucleolen erkennen.

Aus dem ganzen Verhalten der „Körnchen“ glaube ich schliessen zu dürfen, dass in der Glandula thyreoides derjenigen Amphibien, deren Drüsenfollikel nicht mit Colloid, sondern mit einer Körnchenmasse gefüllt sind, dieselben weisse Blutkörperchen sind.

2. Specielles.

I. Ecaudata.

a) Phaneroglossa.

Rana tigrina DAUD., Ceylon. Zoologischer Garten Hamburg. Länge des Thieres 11 cm¹⁾; Geschlecht ♂.

Die Präparation geschah, wie oben angegeben.

Die Glandula thyroidea wurde beiderseits leicht gefunden als rundlich ovaler Körper von grauröthlicher Farbe. Ihr Hauptdurchmesser betrug reichlich 1,75 mm. Die Drüsen lagen im Winkel zwischen Musculus omohyoideus und Musculus sternohyoideus, fast ganz vom lateralen Rande des letztern bedeckt. Sie waren der Vena jugularis externa median angeheftet.

Bei schwacher Vergrößerung (WINKEL, Oc. 1, Obj. 2) erscheint die Drüse im Durchschnitt unregelmässig dreieckig, die eine Dreieckseite ist dem Durchschnitt des Musculus sternohyoideus angelagert. An verschiedenen Stellen fallen isolierte oder geballte Massen von schwarzem Pigment ins Auge. Der Inhalt der Drüse ist eine Körnchenmasse. Unregelmässig im Verlauf durchziehen Partien, die frei von der Körnchenmasse sind, die ganze Drüse. Sie zerlegen dieselbe unvollkommen in einzelne Inseln. In der Peripherie und einzeln im Innern der Drüse sieht man Durchschnitte von Gefässen. Bei stärkerer Vergrößerung (WINKEL, Oc. 1, Obj. 7 u. 8) erscheinen die 0,0034 bis 0,0046 mm im Durchmesser haltenden Körnchen klarer, Bindegewebsstränge gehen durch die Masse hindurch und bilden Maschen, in denen eins oder einige wenige der runden oder birnförmigen Körnchen liegen, die ich auch hier wieder als Leucocyten ansprechen möchte, da sie ganz die Erscheinung haben wie die oben beschriebenen Leucocyten von *Rana temporaria* L. Der Kern erscheint stets mit mehreren Nucleolen.

Rana catesbiana SHAW, Zoologischer Garten Hamburg. Länge des Thieres 15 cm.

Bei der Präparation des Ochsenfrosches erhielt ich 4 Drüsen beiderseits ventral zur Anschauung: eine auffallend grosse, mit ungefähr 4,000 mm Durchmesser, lag der Jugularvene lateral angeheftet. Sie war von rundlicher Form, ihre Oberfläche glatt, die Färbung blass

1) Die Längenmaasse sind gewonnen von der Schnauzenspitze bis zum After; bei Urodelen bezeichnet die zweite Zahl die Totallänge.

röthlich. Lateralwärts von dieser Drüse erschienen dicht bei einander eine sehr kleine unscheinbare und 2 Drüsen von runder Form und ungefähr Stecknadelkopfgrosse. Auch diese Drüsen lagern im Bereich der Vena jugularis externa. Zur Musculatur zeigte die Lage der verschiedenen Drüsen keine Veränderung, ich fand sie an der gewöhnlichen Stelle.

Mikroskopisch verarbeitet erwies sich die Zahl der Drüsen noch um eine vermehrt. Ihrem Bau nach zerfallen sie in zwei Gruppen, indem 4 Drüsen vorhanden sind, die nach dem Schema der Drüsen der vorigen Art gebaut sind, während die fünfte ein ganz anderes Verhalten zeigt, das nämlich, welches ich oben als zweite Form (S. 667) für das Bild der Glandula thyreoidea der Amphibien geschildert habe. Es ist dies also ein Fall, wo die Form 4 (S. 667) auftritt, dass ein Thier also Drüsen besitzt mit Körncheninhalt und daneben Drüsen, die aus Colloid führenden Blasen zusammengesetzt sind.

Betrachten wir zunächst die erste Gruppe. Die bezüglichen Durchschnitte treten nicht gleichzeitig neben einander auf den Schnittpräparaten auf, sondern nach einander.

Die grösste der Körnchenmasse führenden Drüsen ist langgestreckt, ihre Hauptdurchmesser sind 4,500 mm und 1,758 mm. Ein starkes Gefäss liegt neben der Drüse und sendet an sie einen Ast ab. Wo dieser in das Organ eintritt, erscheinen zahlreiche Durchschnitte kleinerer Gefässe; das eintretende Gefäss giebt also eine Anzahl kleinerer Blutbahnen in seinem Verlauf in der Drüse ab. Die Körnchenmasse ist wiederum durch Bindegewebszüge zerklüftet; unregelmässig vertheilt zeigen sich in ihr Partien von braunem Pigment. Die Drüse liegt zwischen Muskeln im Bindegewebe eingebettet. Neben ihr im gleichen Bindegewebe liegen zwei kleinere Thyroideen von demselben Bau. Sie sind von rundlicher Form, die Durchmesser betragen 0,579 mm.

Die vierte Drüse mit Körncheninhalt liegt von den drei vorigen durch einen Muskel getrennt. Sie ist unregelmässig fünfeckig, ihre Dimensionen sind 3,168 mm und 0,700 mm. Ein starkes Gefäss tritt durch sie hindurch. Die Körnchen sind, wie auch bei der grössten Drüse, nicht gleichmässig über das ganze Organ vertheilt. Bei der grossen Drüse nimmt die Dichtigkeit der Körnchen gegen das eintretende Gefäss gleichmässig und allmählich ab, bei der kleinern Drüse scheint die ganze Inhaltsmasse gegen die Peripherie compacter zu zu sein. Wie dieses Verhalten der Leucocyten zu erklären ist, ist zunächst noch unklar.

Die Körnchen betragen 0,0035—0,0046 mm im Durchmesser. Zwischen ihnen hindurch lässt sich wiederum ein Maschenwerk verfolgen.

Die letzte Drüse weist, wie schon erwähnt, ein ganz abweichendes Verhalten auf. Ihr Durchmesser beträgt 1,400 mm; ihre Form ist unregelmässig. Sie ist zusammengesetzt aus ungefähr 35 Blasen. Die Wandung dieser Blasen besteht aus einem schönen, einschichtigen Epithel. Die Kerne der Epithelzellen sind gross und fast immer mit mehreren Nucleolen versehen. Die einzelnen Zellen sind deutlich erkennbar und messen ungefähr 0,0120 mm im Durchmesser. Die Epithelzellen stossen mit den entsprechenden Epithelzellen benachbarter Blasen im Allgemeinen eng zusammen. Nur an den Stellen, an denen mehrere Blasen an einander grenzen, weichen die Epithelien etwas aus einander, und hier findet man ausser Bindegewebe häufig rothe Blutkörperchen, die auf das Vorhandensein von Gefässen hinweisen. Solche Gefässe sind nicht immer deutlich zu constatiren.

Der Inhalt der Blasen ist Colloid. Dasselbe tritt hier in der typischen Form mit den Schrumpfungerscheinungen auf, es ist am Rande wie angefressen und theilweise schalig zerklüftet.

Die Form der Blasen ist sehr wechselnd und unregelmässig. Ebenso wechselt die Grösse der einzelnen Blasen sehr stark, was zum grossen Theil aber auch auf den Umstand zurückgeführt werden muss, dass auf einem Mikrotomschnitt die verschiedenen Blasen in relativ verschiedenem Abstand von ihrem grössten Durchmesser getroffen sind. Die grössten bei *Rana catesbiana* beobachteten Blasen massen 0,197 mm und 0,294 mm.

Rana esculenta L., Umgebung Hamburgs. Länge des Thieres 6 cm.

Die Glandula thyreoidea wurde beiderseits nachgewiesen am hintern Ende des kleinen hintern Horns des Os hyoideum. Die Lage zu den Muskeln ist die gewöhnliche, nur sieht der laterale Rand der Drüse etwas unter dem Musculus sternohyoideus und dem Musculus omohyoideus hervor. Lateral führt die Vena jugularis externa hart an der Drüse vorbei. Im frischen Zustand ist die Farbe des Organs röthlich braun, später verblasst sie. Die Gestalt der Drüse, von der ventralen Seite gesehen, ist oval, von der Medianen aus dreieckig, die dorsale Ecke springt auf- und medianwärts etwas vor. Die Hauptdurchmesser der Drüse sind 0,674 mm und 1,050 mm. Die Oberfläche ist glatt. Kleinere Drüsen neben der grossen wurden nicht beobachtet.

Bei Vergrösserung (WINKEL, Oc. 1, Obj. 2) erscheint der Mikro-

tomschnitt durch die Drüse oval. Die Körnchenmasse, die auch hier den Inhalt der Drüse ausmacht, erscheint lockerer als bei *Rana tigrina*; es sind also nicht so viele Leucocyten in der Drüse dieses Stückes wie bei dem untersuchten Individuum von *Rana tigrina* im Augenblick der Fixation vorhanden gewesen.

Zwischen den Körnchen ziehen ebenfalls Bindegewebsstränge. Dieselben zerlegen die Drüse in Maschen, in denen einzelne Körnchen oder nur ein isolirtes liegen. Die Körnchen zeigen bei scharfer Vergrösserung wiederum mehrere Kerne. Ihre Form ist rund bis spindelförmig, die Grösse 0,0046—0,006 mm. Die Drüse wird, wie der Schnitt zeigt, von einer Anzahl kleinerer Gefässe durchzogen.

Rana temporaria L., Umgebung Hamburgs. Länge des Thieres 6 cm.

Die Glandulae thyreoideae lagen an derselben Stelle wie bei *Rana esculenta*. Auf *Rana temporaria* bezieht sich auch die Darstellung der Präparation, die auf S. 666 gegeben wurde. Sie waren der Vena jugularis externa median angeheftet. Die Form der Drüsen war länglich oval, ihr grösster Durchmesser ungefähr 2,5 mm. Die Oberfläche des im frischen Zustande weichen, fleischfarbenen Organs war glatt; auch hier gelangten kleinere Drüsen makroskopisch nicht zur Anschauung.

Der mikrotomische Schnitt zeigt eine rundlich ovale Form, seine Durchmesser sind 0,602 mm und 0,135 mm. Durch die Drüse hindurch führt eine Anzahl kleinerer Gefässe; in der Umgebung sieht man bei verschiedenen Schnitten noch den Durchschnitt einer kleinern, nur etwa ein Sechstel der grossen betragenden Drüse von demselben Bau wie jene. Beide liegen in einem gemeinsamen Bindegewebszuge, der sich einem Muskeldurchschnitt anlegt. Das Bindegewebe führt neben den beiden Drüsen noch 2—3 Durchschnitte grösserer Gefässe, die dem Schnitt der kleinern Drüse an Grösse etwa gleichkommen. Es sind dies die Vena jugularis externa und deren Verästelungen, die man theilweise zur Drüse hin und in dieselbe hinein verfolgen kann.

Bei schärferer Vergrösserung erkennt man in den Blutgefässen vollständige und in Folge der Conservirung theilweise zerstörte rothe Blutkörperchen.

Die Leucocyten des Drüseninhalts sind unregelmässig geformt, rund bis oval, 0,0046—0,0066 mm an Durchmesser haltend. Sie zeigen im Innern mehrere Kerne. Ein feinmaschiges Bindegewebe zerlegt die Drüse in Inselchen, die einzelne oder einige wenige Körnchen führen.

Rana arvalis NILSS., Umgebung Hamburgs. Länge des Thieres 5,5 cm; Geschlecht ♂.

Beiderseits an gewohnter Stelle im Winkel zwischen Musculus sternohyoideus und Musculus omohyoideus findet sich die Glandula thyreoidea als 0,75 mm grosses, länglich ovales Körperchen. Umgeben ist es von dunkel pigmentirtem Bindegewebe, und median ist es der Vena jugularis externa angelagert.

Das mikroskopische Bild giebt uns das Organ im Schnitt. Es ist unregelmässig dreieckig und lagert mit der grössten Dreiecksseite gegen den Musculus sternohyoideus. Der Durchschnitt dieses Muskels bildet mit dem des Musculus omohyoideus einen flachen Winkel, in dem die Drüse liegt. An der Ventralseite des Musculus omohyoideus sieht man parallel dazu den Schnitt durch das hintere kleine Zungenbeinhorn.

Die Hauptdurchmesser des Drüsenschnitts sind 0,360 mm und 0,660 mm. Unsere Schnitte sind senkrecht zur Medianen des Körpers, von der Kopfseite anfangend, durch das Präparat gelegt.

Die Drüse ist im Innern sehr locker gebaut. Die Körnchenmasse ist durch zahlreiche und starke Bindegewebszüge zerlegt. Die Grösse der Leucocyten schwankt zwischen 0,0033 mm und 0,0067 mm.

Neben den Schnitten durch die Drüse finden wir solche durch die Jugularvene und verschiedene kleinere Venen und Arterien.

Rana mascareniensis D. u. B., Madagascar. Naturh. Museum Hamburg. Länge des Thieres 5,5 cm; Geschlecht ♂.

Die im Verhältniss zur Grösse des Thieres recht ansehnlichen Drüsen wurden leicht nachgewiesen. Sie liegen mit einem grössten Durchmesser von 2,5 mm als rundliche, blasse Gebilde unter dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus. Nebendrüsen wurden makroskopisch nicht gefunden.

Wenn auch bei der Präparation die Drüse ein einheitliches Gebilde zu sein schien, so zeigt das mikroskopische Bild sofort, dass es sich um mehrere Drüsen handelt, die, dicht zusammenliegend, gemeinsam vom Bindegewebe umschlossen werden.

Wir finden in unserm Präparat auf verschiedenen Schnitten 5 Drüsen, eine grosse, 2 mittlere und 2 kleine.

Die grosse Drüse (Fig. 1 *a*), die mit den 4 übrigen um einen Muskeldurchschnitt im Bindegewebe gruppirt ist, zeigt in ihren grössten Durchmessern ungefähr 0,667 mm und 1,284 mm. Bei schwacher Vergrösserung (WINKEL, Oc. 1, Obj. 2) zeigt sie wiederum einen Anblick, der den oben besprochenen Drüsen mit weissen Blutkörperchen ent-

spricht, eine Körnchenmasse erfüllt ziemlich gleichmässig das Innere; durch sie hindurch kann man kleinere Gefässe verfolgen; ein grosses Gefäss weicht von einer Gruppe stärkerer Gefässe in der Nähe der Drüse ab, wendet sich gegen die Drüse, lagert sich an dieselbe und zeitweise leicht in sie hinein und entfernt sich in seinem weiteren Verlauf wieder von ihr.

Die Bindegewebszüge, die das Innere der Drüse wiederum in einzelne Inseln zerlegen, haben mehr oder weniger eine Neigung nach dem Centrum der Drüse.

Fig. 1.



Fig. 2.

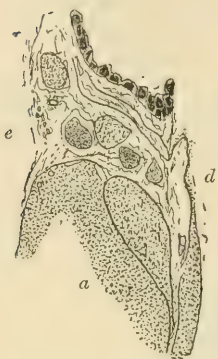


Die zweite Drüse (Fig. 1 *b*), die im Wesentlichen wie die vorige gebaut ist, hat eine länglich ovale Form, ihre Hauptdurchmesser sind 0,264 mm und 0,572 mm.

Die dritte Drüse (Fig. 1—3 *c*) ist lang gestreckt, ihre grössten

Durchmesser sind 0,984 mm und 0,230 mm. Auch sie weist, wie die beiden vorigen, Durchschnitte von Gefässen auf, die sie versorgen.

Fig. 3.



Die beiden letzten Drüsen (Fig. 3 *d, e*) sind kleine rundliche Organe von 0,080 mm Durchmesser. Sie liegen in der Nähe der grossen Drüse im Bindegewebe mit einigen Blutgefässen zusammen, deren Durchmesser dem Drüsendurchmesser fast gleichkommt.

Die Körnchen aller dieser Drüsen ähneln sich in Gestalt, Form und Grösse, die zwischen 0,0023 mm und 0,0035 mm schwankt. Sie weisen fast stets deutlich mehrere Nucleolen auf. Das bindegewebige Maschenwerk durchzieht die Drüsen in derselben Weise wie in den früher geschilderten Beispielen.

Rappia marmorata RAPP, Naturh. Museum Hamburg. Länge des Thieres 2,4 cm; Geschlecht ♀.

Makroskopisch bietet hier die Glandula thyreoidea nichts Neues. Sie stellt ein länglich ovales Knötchen von 1,000 mm Länge dar, das in gewohnter Weise unter dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus hervorschaut.

Die Drüse der rechten Seite wurde mikrotomirt.

Hier tritt nun zum ersten Male eine einzelne Drüse in die Erscheinung, die nur aus Colloid führenden Blasen besteht, während keine Drüse mit Leucocyten daneben wie bei *Rana catesbiana* auftritt.

Der Drüsendurchschnitt misst 0,387 mm und 0,200 mm. Sein Bild ist länglich oval. Ungefähr 20 Follikel erscheinen auf den einzelnen Mikrotomschnitten. Die Blasen sind unregelmässig und von sehr wechselnder Grösse, die grössten haben ungefähr 0,071 mm Durchmesser. Die Wandung bildet wieder ein einschichtiges Epithel. Zwischen den Epithelien der verschiedenen Blasen liegt wenig Bindegewebe, Blutbahnen darin sind nicht zu unterscheiden. Den Inhalt stellen Colloidmassen dar. Ausser dem Colloid sieht man aber, besonders an den Wandungen, ungeformtes Material, welches ich für Zerfallsproducte von den Epithelien oder von rothen Blutkörperchen halte. Das ganze Bild wird dadurch etwas getrübt, dass diese Substanzen auftreten. Ich halte sie deshalb für Kunst- oder Macerationsproducte, weil ich annehme, dass das lebende Colloid die Blasen ganz

erfüllt und dann also diese Substanzen im Colloid und nicht ausserhalb derselben liegen müssten.

Engystoma ovale SCHN., Paraguay. Dr. BOHLS. Länge des Thieres 2,2 cm; Geschlecht ♂.

Die Glandulae thyreoideae der beiden Körperhälften wurden als kleine runde Knötchen makroskopisch gefunden. Sie lagen im Winkel zwischen Musculus omohyoideus und Musculus sternohyoideus, lateral unter letztem hervorschauend. Dort waren sie etwas mehr als gewöhnlich aus dem Winkel dieser beiden Muskeln heraus zum Herzen hingerrückt. Sonst boten sie nichts Neues.

Mikroskopisch wiesen sie ein Verhalten auf ähnlich dem der Schilddrüse der *Rana catesbiana*. Ich fand hier zwei Drüsenschnitte. Der eine derselben bot das Bild einer Körnchen führenden Drüse, der andere zeigte Colloidblasen.

Die Körnchen führende Drüse liegt im mikroskopischen Bilde neben einer Anzahl der Zungengefässe, von denen aus kleinere Aeste in die Drüse übertraten. Sie ist unregelmässig rund, ihre Hauptdurchmesser sind 0,307 mm und 0,161 mm lang. Die Körnchen, die ziemlich gleichmässig über die ganze Drüse vertheilt erscheinen, sind rund oder polygonal und messen 0,0030—0,0046 mm. Im Innern zeigen sie mehrere Nucleolen.

Die zweite Drüse ist, wie erwähnt, wieder nach dem andern Typus gebaut. Ich fand in den Schnitten ungefähr 15 polygonale Blasen in dem Organ, dessen Dimensionen 0,600 mm und 0,282 mm waren. Die Masse der einzelnen Blasen differirten stark, Maxima waren in einem Falle 0,179 mm und 0,140 mm, in einem andern 0,158 mm und 0,126 mm. Zwischen den einzelnen Follikeln war wenig Bindegewebe und keine Blutbahnen zu sehen.

Callula pulchra GRAY, Naturh. Mus. Hamburg. Länge des Thieres 3 cm.

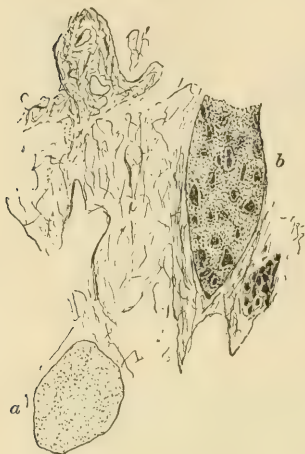
Eine im Durchmesser 0,75 mm haltende Drüse liegt beiderseits unter dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus in der gewöhnlichen Lage. Die Form des Organs ist dreilappig.

Mikroskopisch bietet die Drüse der *Callula pulchra* ein sehr auffallendes Verhalten.

Auf den Schnitten stellen sich 2 Drüsen der Beobachtung dar, von denen die eine einen körnigen Inhalt führt. Sie ist länglich oval, ihre Durchmesser sind 0,890 mm und 0,430 mm. In ihrer Umgebung

liegen 3 Gefässe (Fig. 4 a). Die Inhaltsmasse zerfällt bei schwacher Vergrösserung bei sonst ziemlich regelmässiger Vertheilung in einzelne Partien, durch die hindurch Blutgefässe zu verfolgen sind. Bei scharfer

Fig. 4.



Vergrösserung erscheint ein bindegewebiges Maschenwerk, welches die ganze Drüse durchzieht. Die Leucocyten sind rundlich und ziemlich von einer Grösse, 0,0030—0,0046 mm. Fast in allen Fällen sind deutlich mehrere Nucleoli sichtbar.

Interessant ist der Bau der zweiten Drüse (Fig. 4 b). Sie misst 0,900 mm und 0,300 mm, ihr Durchschnitt ist von spindelförmiger Gestalt und liegt mit der ersten Drüse im Bindegewebe an einem Muskel.

Mikroskopisch weist sie eine Anzahl runder oder polygonaler, mit wenig geschrumpftem Colloid erfüllter Blasen auf. Ich zählte ungefähr 35 verschieden

grosse Blasen, darunter einzelne, die kaum ein Lumen aufwiesen, bis zu solchen mit 0,100 mm und 0,059 mm grössten Durchmesser. Ihr einschichtiges Epithel ist deutlich erkennbar, die grossen Zellkerne sind rundlich und relativ gross, im Durchmesser 0,006 mm, also grösser als die Körnchen. Die Follikel liegen nun aber nicht wie sonst bei dieser Form von Drüsen mit ihren Epithelien hart an einander, sondern zwischen ihnen hindurch ziehen kleine Blutbahnen mit rothen Blutkörperchen und lockeres Bindegewebe, welches in seinen Maschen weisse Blutkörperchen wie die andere Drüse führt. Diese Leucocyten haben in beiden Fällen gleiche Form und Grösse.

Wie diese Erscheinung zu erklären ist, ob etwa diese Drüse den Uebergang bildet von den rein Körnchen führenden zu den colloiden, liess sich aus dem conservirten Material nicht feststellen.

Pseudis paradoxa L., Paraguay. Dr. BOHLS. Länge des Thieres 4,3 cm; Geschlecht ♀.

Drei von einander scheinbar gesonderte Knötchen erscheinen beiderseits als Schilddrüsen der *Pseudis paradoxa*. Sie sind von rundlicher Form und liegen dem Herzen verhältnissmässig etwas näher.

Mikroskopisch erhielt ich die Durchschnitte durch drei Drüsen, von denen zwei allmählich verschmolzen. Die erste Drüse ist nach

dem Körnchentypus gebaut. Die zweite ähnelt ihr, fällt aber dadurch auf, dass sie durch zahlreiche Bindegewebszüge in auffallender Weise in einzelne Abtheilungen zerklüftet ist. Die beiden Drüsen nähern sich allmählich, ihr Aussehen wird gleich. Die Dimensionen der verschmolzenen Drüse sind 1,440 und 2,396 mm, die der sehr eng gelagerten Körnchen 0,003—0,005 mm.

Ausser diesen beiden Drüsen erscheint noch im mikrotomischen Schnitt eine weitere Drüse colloider Natur. Die Schnitte zeigen ungefähr 65 Blasendurchschnitte sehr verschiedener Grösse. Die Durchmesser der ganzen Drüse sind 1,160 mm und 0,900 mm. Das Colloid in den Follikeln ist schalig zerfallen. Zwischen denselben liegt wenig Bindegewebe.

Pseudis paradoxa L., Larven. Paraguay. Dr. BOHLS.

Ventral liegt neben dem vordern Ende des Herzens die stecknadelkopfgrosse, ovale Schilddrüse. Sie ist etwas schwarz pigmentirt. Eine zweite Drüse wurde bei der Larve nicht gefunden.

Die mikroskopische Behandlung ergab das Bild, welches dem der beiden ersten Drüsen des erwachsenen Thieres entspricht. Die 1,100 mm und 0,700 mm grossen Schnitte waren mit einer Körnchenmasse ziemlich gleichmässig erfüllt. Die Schnitte liegen in dem Winkel zweier Muskelschnitte, in der Nähe stärkerer Gefässe. Stark vergrössert zeigt sich wiederum ein reticuläres Bindegewebe, in dessen Maschen die 0,0025—0,0035 mm grossen Körnchen eingeschlossen sind.

Paludicola fuscomaculata STDCHR., Paraguay. Dr. BOHLS.
Länge des Thieres 3,2 cm; Geschlecht ♂.

Aus dem Winkel, den Musculus sternohyoideus und Musculus omohyoideus bilden, lateral fast unter den letztern Muskel verschoben, liegt die Drüse der linken Seite dieses Thieres. Lateral von ihr zieht die Vena jugularis externa nach vorn. Die Schilddrüse misst ungefähr 0,500 mm im Durchmesser.

Im mikroskopischen Bilde erscheint eine einzelne Drüse, die aus colloidhaltigen Blasen zusammengesetzt ist. Sie besteht aus bis zu 10 Blasen mannigfacher Grösse und Form. Zwischen den einzelnen Blasen kann man deutlich im Bindegewebe Blutbahnen verfolgen. Der Durchmesser der rundlichen Drüse ist ungefähr 0,600 mm. Das Colloid bietet keine neuen Erscheinungen dar; nur seine relativ starke Schrumpfung fällt auf.

Leptodactylus ocellatus L., Paraguay. Dr. BOHLS. Länge des Thieres 6,5 cm; Geschlecht ♀.

Als hirsekorngrosses, weissliches Organ liegt die Schilddrüse hier sehr weit zurück, fast unter die vordern Ecken des Herzens gerückt. Sie liegt unter dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus, lateral der Vena jugularis externa angeheftet.

Der Schnitt zeigt drei körnchenhaltige Drüsen. Sie liegen in Begleitung mehrerer stärkerer und schwächerer Gefässe und bilden ein Dreieck zusammen. Die grösste Drüse, Durchmesser 1,059 mm und 0,818 mm, ist unregelmässig viereckig und lässt die Durchschnitte kleiner Capillaren erkennen. Die zweite Drüse, Durchmesser 0,290 mm und 0,191 mm, enthält in ihrem Innern einen grossen Complex von Bindegewebe, der nichts von der Körnchenmasse enthält. Die Drüse ist im Schnitt wie die dritte dreieckig. Letztere misst 0,118 mm und 0,119 mm und verhält sich im Bau wie die erste. Die Körnchen sind rund bis spindelförmig, 0,0033—0,0048 mm. Bei scharfer Vergrösserung erscheint auch das Bindegewebe in den Drüsen wieder, welches ein Maschenwerk bildet, in dem die Körnchen liegen.

Leptodactylus caliginosus GIR., Paraguay. Dr. BOHLS. Länge des Thieres 3,5 cm.

Relativ weit nach hinten, fast neben dem Vorderrande des Herzens, ähnlich wie bei der vorigen Art, liegt die stecknadelkopfgrosse Glandula thyreoides dieses Thieres. Sie ist der Vena jugularis externa lateral angeheftet und wird verdeckt von dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus.

Das mikroskopische Präparat zeigt eine 0,700 mm und 0,260 mm messende, länglich ovale Drüse. Auffallend ist das Auftreten von Durchschnitten zweier Venen und zweier Arterien in der Längsaxe der Drüse. Sie erreichen fast die Grösse des Drüsenschnitts und liegen mit ihm zusammen in Bindegewebe eingebettet am Musculus sternohyoideus.

Im Innern sieht man eine feine, dichte Körnchenmasse, durch die hindurch Bindegewebszüge gehen. Ebenso zeigen sich im Innern feine Gefässdurchschnitte. Die Körnchen messen ungefähr 0,002 mm und sind von rundlicher Form.

Limnodynastes peroni D. et B. Zool. Mus. Göttingen. Länge des Thieres 7 cm; Geschlecht ♂.

Die 0,75 mm¹⁾ in der Längsaxe messende Schilddrüse liegt als blasses Knötchen am medialen Aste des Musculus geniohyoideus unter der Mitte des Musculus sternohyoideus, ziemlich nahe zum Herzen gelagert.

Die isolirte Drüse wurde mikroskopischer Behandlung unterworfen. Sie stellt eine ovale, 1,566 mm und 1,146 mm grosse Blase dar. Gefüllt ist sie mit einer Körnchenmasse, die etwas geschrumpft erscheint. Durch ein bindegewebiges Maschenwerk werden die Körnchen in einzelnen Maschen isolirt. Sie sind rund und messen 0,002—0,005 mm.

Cryptotis brevis GTHR., Clarence River. Zool. Mus. Göttingen. Länge des Thieres 3,2 cm; Geschlecht ♀.

Ventral fand ich eine kaum 0,500 mm messende, rundliche Glandula thyreoidea. Sie lag medial von der starken Vena jugularis externa im offenen Winkel von Musculus sternohyoideus und Musculus omohyoideus. Nebendrüsen wurden nicht gefunden.

Colloidhaltige Blasen von 0,120 mm grösstem Durchmesser setzen die Drüsen zusammen. Ich zählte auf den einzelnen Schnitten 10—12 solcher Follikel. Das Blasenepithel liegt eng an einander und führt wenig Bindegewebe zwischen sich. Die Drüse misst 0,300 mm und 0,350 mm. Sie ist dem kleinern hintern Zungenbeinhorn benachbart und liegt an dem Durchschnitt eines Muskels. Die Drüse ist ein klares Beispiel einer colloidhaltigen Thyreoidea.

Pseudophryne australis GRAY, Zool. Mus. Göttingen. Länge des Thieres 2,3 cm; Geschlecht ♀.

Das Thier war ziemlich stark macerirt, deshalb nahm ich nach oberflächlicher Präparation das ganze in Frage kommende Gebiet heraus, um es zu conserviren. Feststellen konnte ich, dass die steck-

1) Die oft recht erheblichen Differenzen zwischen den Maassen, die ich makroskopisch fand, und den mit Hülfe des Ocularmikrometers festgestellten, sind auf den Umstand zurückzuführen, dass man derartig kleine Grössen mit einem Millimeterstabe makroskopisch nur annähernd messen kann, Bruchtheile aber, die nicht mit 0,500 mm stimmen, abschätzen muss. Dazu kommt in diesem Falle die Unsicherheit der grössten Axe der Drüsen, die im umgebenden Bindegewebe oft schlecht genau zu umgrenzen sind. Den Schnitt kann man mit dem Ocularmikrometer auf Bruchtheile eines Millimeters genau messen. Sobald der Schnitt eine andere Ebene getroffen hat als die, in der man makroskopisch die Messung ausführte, müssen die Zahlen für die Schnitte bald grösser, bald kleiner ausfallen.

nadelkopfgrosse Drüse wie gewöhnlich der Vena jugularis externa angeheftet war.

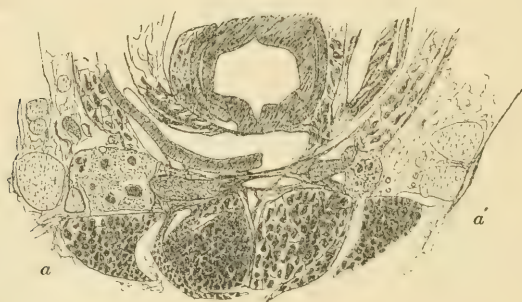
Bei der Conservation zerfiel das Object aber doch noch etwas, und ich erhielt nicht, wie beabsichtigt, beide Drüsen in situ, sondern nur eine. Sie war spindelförmig, 0,402 mm lang, 0,120 mm breit. Im Innern lag eine lockere Masse von 0,0050—0,0083 mm grossen Körnchen, in denen sich Nucleolen erkennen liessen. Durchzogen war die Blase in gewöhnlicher Weise von einem bindegewebigen Maschenwerk.

Bufo calamita LAUR., Umgebung Hamburgs. Länge des Thieres 1,5 cm.

Mir stand nur ein kleines, vielleicht einjähriges Thier dieser seltnern einheimischen Kröte zur Verfügung. Ich löste die Haut vorsichtig ab, um das Eindringen der Fixationsflüssigkeiten zu erleichtern, und bettete den Vorderkörper bis zu den Vorderbeinen ein. So erhielt ich nachher die Schilddrüsen beider Seiten in den Schnitten.

Auf den Schnitten durch den hintern Kopfabschnitt findet man etwas lateralwärts von der Medianen die Zungenbeinhörner als ovale Knorpelscheiben. An diesen liegen nach unten die grossen Durchschnitte der Musculi sternohyoidei und lateral von diesen die dreieckigen Schnitte der Musculi omohyoidei, deren Verlauf unter die erstern aus den Serien zu reconstruiren ist; sie liegen mit einer Dreieckseite den Musculi sternohyoidei an, eine Spitze weist nach aussen. Ueber dieser liegt der grosse, rundliche Schnitt der Jugularvene und

Fig. 5.



einiger kleinerer Gefässe. Zwischen den Jugularvenen und den Zungenbeinhörnern liegen nun die Schilddrüsen (Fig. 5 a u. a') als 0,314 mm und 0,434 mm messende colloidhaltige Organe. Im Innern erkennt

man 6 Blasen, die aber nicht sehr scharf unterscheidbar sind. Zwischen ihnen hindurch ziehen zahlreiche Gefässe; daneben findet sich reichlich Bindegewebe. Das Colloid scheint im Leben sehr dünnflüssig gewesen zu sein, da man aus seiner sehr starken Schrumpfung wohl auf viel Wasser schliessen darf.

Bufo vulgaris LAUR., Umgebung Hamburgs. Länge des Thieres 7 cm; Geschlecht ♂.

Unsere gemeine Erdkröte bietet für unsere Untersuchung ein ausgezeichnetes Object dar, weil die Schilddrüse relativ gross und leicht unter dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus zu finden ist.

Am soeben betäubten Thiere erweist sich die Drüse als birnförmiges, weiches, röthliches Organ, welches der Vena jugularis externa median angeheftet ist. Es kann leicht von dieser Verbindung und aus dem umgebenden Bindegewebe gelöst werden. Ueber die Beobachtung am lebenden Organ verweise ich auf meine Beschreibung auf S. 670 ff.

Die conservirte und geschnittene Drüse war ein Organ von 0,630 mm und 1,57 mm und bot nichts wesentlich abweichendes. Er war mit 0,0067—0,0099 mm grossen Körnchen gefüllt, zwischen denen sich ein Maschenwerk erkennen liess. Ausserdem waren einzelne Gefässdurchschnitte in der Drüse vorhanden.

Bufo melanostictus SCHN., Naturh. Mus. Hamburg. Länge des Thieres 7,5 cm; Geschlecht ♀.

Genau im Winkel des Musculus sternohyoideus und des Musculus omohyoideus liegt die Schilddrüse bei dieser Kröte als relativ grosses, rundliches, im obern Durchmesser 3,000 mm messendes Organ an der medianen Seite der Zungenarterien, lateral an der Vena jugularis externa. Von der Arterie gehen kleinere Aeste ab, die in und durch die Schilddrüse verlaufen.

Die mikrotomirte Drüse ergab wiederum das Bild einer typischen Körnchendrüse von polygonaler Form und 1,950 mm und 1,716 mm grössten Maassen. Die Körnchenmasse ist locker und verschieden dicht geordnet, so dass man in ihr helle, körnchenarme und dunkle Züge mit einer Anhäufung von Körnchen findet. Das bindegewebige Maschenwerk ist bei scharfer Vergrösserung leicht zu beobachten. Die runden Körnchen messen 0,0040—0,0054 mm Durchmesser.

Hyla crepitans WIED, Naturh. Mus. Hamburg. Länge des Thieres 6 cm; Geschlecht ♀.

Der Winkel zwischen den beiden fraglichen Muskeln liegt hier,

wie auch bei der folgenden Art, *Hyla nasica*, weiter zum Herzen als gewöhnlich. In ihm liegt die wenig über 0,500 mm grosse, gelbe Schilddrüse eng in Verbindung wieder mit der Jugularvene. Nebendrüsen sind makroskopisch nicht nachgewiesen.

Die mikroskopische Vergrösserung zerlegte im Schnitt die eine Drüse in drei gesonderte, von denen zwei Körnchen, eine Colloidblasen zeigten. An dem Durchschnitt des Musculus sternohyoideus liegen alle drei Drüsen mit einigen Gefässen im Bindegewebe. Die 0,704 und 0,465 mm messende Colloiddrüse lag getrennt von den beiden andern. Im Schnitt zählte ich ungefähr 25 Blasen, die 0,072 und 0,096 mm im Maximum massen. Zwischen den Blasen findet sich reichlich Bindegewebe, das Epithel ist einschichtig.

Der grössern, runden, 0,600 mm im Durchmesser haltenden Körnchendrüse war die kleine, compactere, 0,216 und 0,144 mm grosse eng angelagert. Die Körnchen der beiden Drüsen schwankten zwischen 0,0054 und 0,0075 mm. Die grössere der beiden ist sehr locker gebaut und weist sehr viel Bindegewebe im Innern auf.

Hyla nasica COPE, Paraguay. Dr. BOHLS. Länge des Thieres 3,2 cm; Geschlecht ♂.

Die Lage der Drüse dieses Thieres ist der der vorigen Art, wie gesagt, entsprechend. Tief unter dem Musculus sternohyoideus findet man die nicht ganz 0,500 mm messende kleine Schilddrüse.

Fig. 6.



Die Drüse (Fig. 6) besteht aus colloidhaltigen Blasen, die im Schnitt in mannigfacher Grösse — bis 0,168 und 0,120 mm — erscheinen. Zwischen den Blasen liegt viel Bindegewebe. Das Epithel derselben war an vielen Stellen in Folge der Conservation zerstört und zerrissen.

Pelobates fuscus LAUR., Innien, Mecklenburg. Länge des Thieres 4,5 cm; Geschlecht ♀.

Die Schilddrüse der Knoblauchschröte ist aus dem Winkel des Musculus sternohyoideus und Musculus omohyoideus herausgerückt, näher am Herzen als gewöhnlich. Sie liegt unter dem lateralen Rande des ersten Muskels am lateralen Zweige des Musculus geniohyoideus. Sie ist tief ins Bindegewebe eingesenkt und von kleinen Gefässen ver-

sorgt. Die Drüse stellt ein durchscheinendes, weissliches, ovales Körperchen dar, von 1,500 mm und 0,500 mm Durchmesser. Nebendrüsen wurden makroskopisch nicht gefunden.

Bei der Conservation wurde die Drüse lädirt. Der Bau zeigte im Schnitt colloide Blasen, die ein deutliches einschichtiges Epithel mit grossen, in der Hauptaxe 0,0088 mm messenden Kernen aufwiesen. Zwischen den einzelnen Blasen lag wenig Bindegewebe.

Alytes obstetricans LAUR., Zool. Garten Hamburg. Länge des Thieres 4 cm; Geschlecht ♀.

Das Herz liegt bei diesem Thiere weiter nach vorn als gewöhnlich. Neben seinem vordern Rande, tief unter dem Musculus sternohyoideus, liegt die kleine Schilddrüse im Bindegewebe. Sie misst kaum 0,500 mm.

Bei diesem Thiere ist die Drüse nach dem Typus der Körnchen-drüsen gebaut. Die Körnchen — Durchmesser 0,0022—0,0033 mm — liegen eng zusammen, so dass die Drüse ein festeres Aussehen erhält. Ein Maschenwerk ist auch hier erkennbar.

b) Aglossa.

Xenopus muelleri PTRS., Sansibar. Naturh. Museum Hamburg. Länge des Thieres 5,2 cm; Geschlecht ♂.

Schon äusserlich lässt die Schilddrüse hier einen blasigen Bau erkennen. Sie liegt unter dem Musculus sternohyoideus als ein flaches, lappiges Gebilde, das mit seinen Hauptmessern 1,500 mm und 0,500 mm erreicht.

Das Präparat dieser colloiden Drüse hat, wie schon oben (S. 669) erwähnt, ein etwas anderes Aussehen als gewöhnlich. Die Epithelien der Blasen sind ins Innere des Colloids verschoben worden, wo man sie als mehr oder weniger deutliche Reste im Colloid liegen sieht. Das Colloid scheint nach dem Tode des Thieres zeitweise gequollen zu sein. Dabei hat es die Epithelien der Blasen zerstört und zerrissen.

Die ganze Drüse misst 0,783 mm und 0,432 mm und zeigt im Uebrigen das Verhalten der typischen colloiden Schilddrüsen.

Xenopus muelleri PTRS., Sansibar. Naturh. Museum Hamburg. Larve. Länge des Thieres 3,5 cm (mit Schwanz 9 cm).

Wegen der Zartheit der Gewebe war eine vollständige makroskopische Präparation sehr erschwert. Man findet die Schilddrüse dieser Larve unter dem Musculus sternohyoideus dem Episternum

angelagert. Sie stellt ein weiches, rundliches Gebilde dar, von kaum 0,500 mm grösstem Durchmesser.

Die beiderseitigen Schilddrüsen wurden gemeinsam in situ herausgenommen und nach der Conservirung geschnitten. Sie sind nach dem Typus colloider Drüsen gebaut. Die Epithelien der zahlreichen Follikel sind sehr zart; ihre Zellenlage erweist sich als einfach. Auffallend ist das Fehlen compacter Colloidmassen, wie wir sie sonst gefunden haben. Die wenigen unregelmässigen Inhaltsmassen machen den Eindruck, als seien sie sehr concentrirte Reste eines dünnflüssigen Colloids.

In den Schnitten sieht man an dem Durchschnitt durch das Episternum beide Thyreoideen angelagert als rundliche Organe mit 0,700 mm und 0,500 mm Hauptdurchmesser.

II. Caudata.

Salamandra maculosa LAUR., Harz. Länge des Thieres 9 (15,5) cm; Geschlecht ♀.

Die Präparation bei den Urodelen geschieht in derselben Weise wie bei den Anuren. Das Thier wird an der Bauchseite geöffnet, der Musculus submaxillaris zur Seite gelegt. Dann findet man die Schilddrüsen der beiden Seiten am lateralen Rande der Musculi sternohyoidei, in der Höhe der hintern Zungenbeinhörner auf den vom Truncus arteriosus kommenden Zungenarterien. Sie erscheint als oberflächlich glatte, rundliche, 1,5 mm messende Drüse.

Nachdem die Drüse mikroskopischer Behandlung unterzogen wurde, erhält man auf dem Schnitt die Durchschnitte der Arterien und der colloiden Drüse. Das Organ besteht hier aus ungefähr 22 Blasen und misst 1,080 mm und 0,720 mm in den grössten Durchmessern. Die Gestalt ist eine eiförmige. Die Follikel werden von einem einschichtigen Epithel umkleidet, zwischen ihnen liegt lockeres Bindegewebe. Das Epithel zeichnet sich durch die Grösse — 0,0088 mm bis 0,018 mm — der rundlichen und länglichen Zellkerne aus. Der Inhalt der Hohlräume ist ein wenig compactes Colloid, welches vielfach stark zerbröckelt ist. Die ganze Drüse wird von einem lockern Bindegewebe umschlossen.

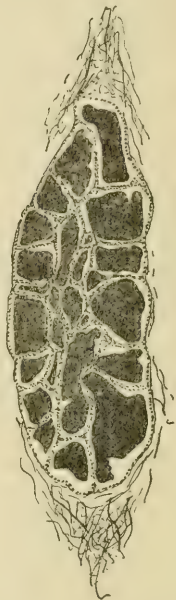
Salamandra atra LAUR., Umgebung Bozens. Länge des Thieres 5,5 (9,5) cm; Geschlecht ♀.

Die Schilddrüse ist hier beiderseits vorhanden. Sie liegt ungefähr 2 mm von der Kreuzung des Musculus sternohyoideus mit dem

hintern Hyoidbogen zum Herzen hin, eng dem Musculus sternohyoideus lateral angelagert als längliches, weiches, reichlich 1,5 mm im Längsdurchmesser messendes Organ.

Die Schnitte ergeben hier, wie auch bei den folgenden Präparaten, typische colloide Schilddrüsen (Fig. 7). Ungefähr 28 Blasen-durchschnitte sind in den einzelnen Bildern zu sehen. Sie setzen ein längliches Drüsengebilde zusammen, von 1,695 mm und 0,588 mm Dimensionen. Die Blasen werden von einem etwas flach gedrückten einschichtigen Epithel begrenzt, welches wieder durch die flachen, grossen — 0,010 mm bis 0,017 mm — parallel zum Umkreise der Follikel liegenden Kerne auffällt. Zwischen den Blasen liegt fast gar kein Bindegewebe und auch keine Blutgefässe. Neu ist hier die Erscheinung, dass an einigen Stellen die Wandung zwischen zwei benachbarten Follikeln durchbrochen erscheint, so dass die Colloidmassen in Verbindung getreten sind. Das Colloid ist von compactem, manchmal schalig zerklüftetem Aussehen.

Fig. 7.



Molge cristata LAUR., Kl. Hagen bei Göttingen. Länge des Thieres 6,5 (12) cm; Geschlecht ♂.

Die Arten der Gattung *Molge* stimmen in der Lage der Schilddrüsen überein. Als längliche Gebilde liegen sie an den Zungengefässen lateral unter dem Rande des Musculus sternohyoideus.

Bei dem grossen Kamm-Molch ist die Schilddrüse ein 1,000 mm langes Organ, welches nach seinem äussern Ansehen aus 4 hinter einander liegenden Blasen besteht, die durch schwache Einschnürungen angedeutet sind.

Die mikroskopische Beobachtung bestätigt die blasige Structur des Organs. Annähernd 15 Blasen fanden sich auf den 0,456 mm und 1,868 mm grossen Drüsendurchschnitten. Die grössten Follikel erreichen 0,262 mm und 0,322 mm Durchmesser und sind wieder mit einem einschichtigen Epithel mit flachen Zellen, in denen 0,0088 mm messende, längliche Kerne liegen, allseitig umschlossen. Zwischen den Epithelien fehlt fast ganz Bindegewebe und Gefässe, so dass die Epi-

thelien der einzelnen Blasen an einander grenzen. Das Colloid ist compact und wenig contrahirt.

Molge alpestris LAUR., Kl. Hagen bei Göttingen. Länge des Thieres 4,5 (8,5) cm; Geschlecht ♂.

Die Lage der Drüsen war wie bei *Molge cristata*.

Die Grösse der länglichen Drüsen ist im Längsmesser etwas über 0,5 mm.

Die Schilddrüse ist eine colloide Drüse. Im Querschnitt fand ich ungefähr 15 Follikel angeschnitten. Sie sind bei diesem Thiere so gebaut wie beim vorigen. Die Dimensionen derselben sind 0,830 mm und 0,570 mm, das Maximum der unregelmässig rundlichen Blasen 0,250 mm. Im Schnitt zeigt sich hier ausser dem umgebenden Bindegewebe der Musculus sternohyoideus.

Molge vulgaris LAUR., Hainholzof bei Göttingen. Länge des Thieres 5 (10) cm; Geschlecht ♂.

Die 0,5 mm messende Drüse liegt als helles, traubiges Knötchen beiderseits lateral an den Zungengefässen unter dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus. Nebendrüsen wurden hier, wie auch bei den vorigen Arten, nirgends gefunden.

Auch hier zeigt der Querschnitt eine Schilddrüse colloider Structur. Der Drüsenschnitt liegt an dem des Musculus sternohyoideus und lateral an den Durchschnitten der Zungengefässe. Er misst 0,525 mm und 0,684 mm und zeigt ungefähr 15 Follikel sehr verschiedener Grösse. Man findet solche, in denen kaum etwas von dem compacten Colloid der übrigen zu bemerken ist, bis zu solchen, die 0,093 mm und 0,528 mm halten. Im Uebrigen ist die Drüse wie eine typische colloide Drüse gebaut, einschichtiges Epithel mit länglichen, 0,0154 mm messenden Kernen und wenig Bindegewebe umschliessen die einzelnen Hohlräume.

Molge rusconii GENÉ, Insel Sardinien. Länge des Thieres 6,5 (13,5) cm; Geschlecht ♂.

Der Körper vorwärts vom Brustring ist bei diesem Molch gestreckter gebaut als bei den vorigen Arten. In Folge dessen sind auch die Muskeln dieser Region relativ länger. Im Uebrigen weicht der Bau nicht wesentlich von den obigen Beispielen ab. Die Schilddrüse liegt an den Zungengefässen lateral angeheftet unter dem lateralen Rande des Musculus sternohyoideus.

Mikroskopisch unterscheidet sich aber die Drüse hier wesentlich

von den colloidnen Drüsen der deutschen Molche, sie ist eine typische Körnchendrüse. Sie misst 0,755 mm und 0,347 mm und ist unregelmässig dreieckig. Eine lockere Körnchenmasse füllt die Drüse an. Die Körnchen sind rundlich oder spindelförmig und erreichen eine Maximalgrösse von 0,0088 mm. Zwischen den Körnchen liegt Bindegewebe, das stellenweise zu Complexen ohne Körnchen sich erweitert. Neben dem Schnitt durch die Drüse findet man die Durchschnitte durch die Jugularvene nebst einigen andern, sowie durch die Zungenarterien. Alle diese Schnitte sind umgeben von lockerm Bindegewebe.

Megalobatrachus maximus GRAY, Zool. Garten Hamburg.
Länge 81 (132) cm.

Von diesem grössten Urodelen konnte ich ein schönes Exemplar aus dem Aquarium des Zoologischen Gartens zu Hamburg bald nach dem Tode untersuchen. Die Schilddrüse lag ziemlich oberflächlich am lateralen Rande des Musculus sternohyoideus. Das Zungenbeinhorn mit seinen beiden Bogen ist beim Riesensalamander oberflächlich [HYRTL (7), FISCHER (5), BRONN (3, Taf.)] gelagert. Parallel zum Musculus sternohyoideus liegt lateral der zweite Kiemenbogen des Zungenbeins und zwischen diesem und dem Muskel liegt ein bräunliches, längliches, weiches Gebilde, die Glandula thyreoidea. Sie ist 6 cm lang und 1,5 cm breit. Der Durchschnitt ist dreieckig, mit einer Dreiecksseite weist die Drüse nach unten. Das Organ zeigt äusserlich nichts besonders Auffallendes. Median von ihm verlaufen die Zungengefässe nach vorn.

Durchschneidet man die Drüse nun mit dem Messer, so erhält man das Bild, welches ich oben auf Seite 668 schon beschrieben habe. Man trifft in einer ziemlich festen Grundsubstanz auf an Grösse sehr wechselnde Hohlräume, die Colloidblasen.

Im Mikrotomschnitt erscheinen diese Blasen wieder. Sie erreichen eine Maximalgrösse von 1,600 mm und 1,200 mm. Die Blasen sind rundlich. Ein deutliches einschichtiges Epithel umgiebt die Follikel. Die Epithelzellen sind gross und enthalten Kerne von 0,0136 mm Durchmesser. Sie sind meist hohe Cylinderzellen, deren Höhe die Breite oft bis zum dreifachen Betrage übertrifft. Die Zellen sehr grosser Blasen sind im Allgemeinen niedriger und breiter als diejenigen, welche kleinere Blasen umschliessen. Blutbahnen kommen im Schnitt nur sehr vereinzelt zur Beobachtung. Zwischen den einzelnen Follikeln liegt Bindegewebe.

Ergebnisse.

Die Glandula thyreoidea tritt bei den Amphibien in der Einzahl oder in der Mehrzahl auf.

Dem Inhalt nach zerfallen die Drüsen in zwei Gruppen, in solche, die aus Colloid haltigen Blasen bestehen, und solche, die im Innern ein bindegewebiges Maschenwerk mit eingelagerten Leucocyten und Blutgefässen führen.

Ueber Zahl und Inhalt der Drüsen bei den einzelnen Vertretern giebt folgende Tabelle Aufschluss:

	Zahl der Drüsen				Bemerkungen
	Einzahl		Mehrzahl		
	Colloid- Drüsen	Körnch.- Drüsen	Colloid- Drüsen	Körnch.- Drüsen	
I. Ecaudata.					
Ranidae					
<i>Rana tigrina</i>	—	1	—	—	{ 1 grosse 1 mittlere 2 kleine } Körnchen- Drüsen
<i>R. catesbiana</i>	—	—	1	4	
<i>R. esculenta</i>	—	1	—	—	
<i>R. temporaria</i>	—	—	—	2	{ 1 grosse 1 bedeut. klein. } Körnch.- Drüse
<i>R. arvalis</i>	—	1	—	—	
<i>R. mascareniensis</i>	—	—	—	5	{ 1 grosse 2 mittlere 2 kleine } Körnchen- Drüsen
<i>Rappia marmorata</i>	1	—	—	—	
Engystomidae					
<i>Engystoma ovale</i>	—	—	1	1	
<i>Callula pulchra</i>	—	—	1	1	
Cystignathidae					
<i>Pseudis paradoxa</i>	—	—	1	2	{ 2 Körnchendrüsen, die all- mählich verschmelzen
" " Larve	—	1	—	—	
<i>Faludicola fuscomaculata</i>	1	—	—	—	
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	—	—	—	3	
<i>L. caliginosus</i>	—	1	—	—	
<i>Limnodynastes peroni</i>	—	1	—	—	
<i>Cryptotis brevis</i>	1	—	—	—	
Bufonidae					
<i>Bufo calamita</i>	1	—	—	—	
<i>B. vulgaris</i>	—	1	—	—	
<i>B. melanostictus</i>	—	1	—	—	
<i>Pseudophryne australis</i>	—	1	—	—	
Hylidae					
<i>Hyla crepitans</i>	—	—	1	2	{ 1 grössere mit lockerer, 1 kleinere mit compacter Körnchenmasse
<i>H. nasica</i>	1	—	—	—	
Pelobatidae					
<i>Pelobates fuscus</i>	1	—	—	—	
Discoglossidae					
<i>Alytes obstetricans</i>	—	1	—	—	
Dactylethridae					
<i>Xenopus muelleri</i>	1	—	—	—	
" " Larve	1	—	—	—	

	Zahl der Drüsen				Bemerkungen
	Einzahl		Mehrzahl		
	Colloid- Drüsen	Körnch.- Drüsen	Colloid- Drüsen	Körnch.- Drüsen	
II. Caudata.					
<i>Salamandridae</i>					
<i>Salamandra maculosa</i>	1	—	—	—	
<i>S. atra</i>	1	—	—	—	
<i>Molge cristata</i>	1	—	—	—	
<i>M. alpestris</i>	1	—	—	—	
<i>M. vulgaris</i>	1	—	—	—	
<i>M. rusconi</i>	—	1	—	—	
<i>Amphiumidae</i>					
<i>Megalobatrachus maximus</i>	1	—	—	—	

	Anzahl der Vertreter	Einzahl Nur je 1		Mehrzahl	
		Colloid- Drüse	Körnchen- Drüse	1 Colloid- Drüse u. Körnchen- Drüsen	Mehrere Körnchen- Drüsen
I. Ecaudata.					
<i>Ranidae</i>	7	1	3	1	2
<i>Engystomidae</i>	2	—	—	—	2
<i>Cystignathidae</i>	7	2	3	1	1
<i>Bufo</i> nidae	4	1	3	—	—
<i>Hylidae</i>	2	1	—	—	1
<i>Pelobatidae</i>	1	1	—	—	—
<i>Discoglossidae</i>	1	—	1	—	—
<i>Dactylethridae</i>	2	2	—	—	—
Summe der Ecaudata	26	8	10	2	6
II. Caudata.					
<i>Salamandridae</i>	6	5	1	—	—
<i>Amphiumidae</i>	1	1	—	—	—
Summe der Caudata	7	6	1	—	—
Gesamtsumme	33	14	11	2	6

Eine Regelmässigkeit im Auftreten der Schilddrüsen lässt sich bei den Caudaten weder dem Inhalt noch der Zahl nach constatiren. Selbst nahe verwandte Formen stimmen oft nicht überein. Constant ist nur die Einzahl der colloiden Drüsen, mögen sie allein oder mit einer oder mehreren Körnchendrüsen auftreten, nirgends wurden bei einem Thiere mehrere colloide Drüsen auf einer Seite beobachtet.

Bei Ecaudaten fand ich stets eine einzelne Drüse, und zwar waren sie mit Ausnahme derjenigen der *Molge rusconii* colloider Natur.

Die Colloiddrüsen bestehen aus Blasen, die von einem einschichtigen Epithel gebildet werden.

Das Colloid erfüllt als homogene Masse den ganzen Hohlraum. Zwischen den einzelnen Follikeln treten Blutgefässe und Bindegewebe in verschiedener Entwicklung auf.

Die Körnchendrüsen sind im Innern von einem bindegewebigen Maschenwerk erfüllt, durch das Blutbahnen hindurchziehen. In den Maschen liegen in verschiedener Menge Leucocyten eingelagert. Die Zahl wechselt vielleicht mit dem physiologischen Zustande der Drüse.

Ob die Drüsen mit Colloid und die mit Leucocyten von einander abzuleiten sind, ob Colloid führende Drüsen durch einwandernde Leucocyten oder Phagocyten umgewandelt werden, und ob colloide Drüsen mit wenig Bindegewebe zwischen den einzelnen Follikeln ältere Stadien sind, als die mit viel Bindegewebe, könnte durch eine Vergleichung von Stücken einer Art, die in den verschiedensten Altersstufen und Ernährungszuständen sich befänden, vielleicht gefunden werden. In meinem Material habe ich nichts gefunden, was eine Antwort auf diese Fragen giebt.

II. Glandula Thymus der Amphibien.

1. Gang der Untersuchung.

Die Untersuchung der Thymus begann wie die der Schilddrüse mit der makroskopischen Präparation der Organe.

Die dann folgende weitere Vorbereitung der Präparate zur mikroskopischen Beobachtung geschah in gleicher Weise, die Drüsen wurden fixirt, geschnitten und im Stück oder im Schnitt gefärbt. Ich benutzte für beiderlei Arten von Drüsen dieselben Färbe- und Fixationsmittel.

Nachdem das zu untersuchende Thier auf dem Bauche liegend durch Nadeln im Präparirbecken befestigt war, trennte ich durch einen Schnitt in der Mittellinie die Rückenhaut aus einander. Dieselbe wurde darauf sorgfältig nach beiden Seiten vom Rücken wegpräparirt. Nach Abpräpariren des oberflächlichen Bindegewebes hatte man nun folgendes Bild.

Von der Medianen schräg nach vorn und unten verläuft der flache Musculus depressor maxillae inferioris. An diesen stösst nach hinten, theilweise von ersterm bedeckt, der Musculus sternocleidomastoideus. In der Spalte zwischen diesen beiden Muskeln liegt ein fettreiches, bluterfülltes Bindegewebe. Diesem eingebettet erscheint die Glandula Thymus fast stets in ähnlicher Lage und ausser bei der Larvenform des Axolotl und der Kaulquappen in der Einzahl und

ohne Nebendrüsen. Bei diesen Larven ist auch die Lage der Drüse eine abweichende.

Die Drüse stellt meist ein weissliches, lappiges Gebilde dar, welches oft schwer vom umgebenden Bindegewebe zu unterscheiden ist.

Mikroskopisch bietet die Drüse ein viel einheitlicheres Bild als die Glandula thyreoides.

Ein einfaches Epithel umschliesst das ganze Organ. Der Inhalt entspricht der Beschreibung, die LEYDIG gab. Eine sehr feinkörnige Körnchenmasse füllt die Drüse. Durch sie hindurch sieht man bei scharfer Vergrösserung Bindegewebszüge gelagert, durch die die Masse in einzelne Abtheilungen zerklüftet wird. Die Bindegewebsbalken haben wohl im Allgemeinen eine Neigung nach der Mitte, von wirklichen Schläuchen, von denen LEYDIG spricht, habe ich nichts gesehen. Die Körnchen, welche den Inhalt ausmachen, sind von rundlicher oder spindelförmiger Gestalt und haben einen Durchmesser, der zwischen 0,0023 mm und 0,010 mm schwankt. In den einzelnen Drüsen wechselt die Grösse meist nicht sehr stark. Im Innern der Körnchen sieht man stets einige Nucleolen. Ausser diesen Körnchen findet man immer, aber in weit geringerer Anzahl, Körper, die sich von jenen auf den ersten Blick unterscheiden. Ihre Durchmesser sind 4—6 mal so gross wie die der Körnchen, die die Hauptmasse bilden. Das Centrum ist von einem dunklern Kern eingenommen, um den concentrisch hellere Zellsubstanz lagert.

In der Nähe der Drüsen liegen im Bindegewebe zwei stärkere Gefässe.

Ich versuchte an frischem Material die Natur dieser beiderlei Formen vom Körnchen zu bestimmen. Zunächst untersuchte ich ein sehr altes Stück von *Amblystoma tigrinum* GREEN var. *alba*. Auf die Lageverhältnisse gehe ich unten im Speciellen näher ein.

Die Drüsen wurden in physiologischer Kochsalzlösung zerzupft. Man erhielt im mikroskopischen Bilde wiederum neben unvermeidlichen Beigaben, wie rothen Blutkörperchen, in Molecularbewegung befindlichen Fettkügelchen und Muskelfetzen, den körnigen Inhalt der Drüse.

Hier hoben sich sofort zwei Formen von Elementen deutlich von einander ab, erstens, seltener an Zahl, runde, bis 0,0262 mm im Durchmesser messende Gebilde und zweitens zahlreiche rundliche oder unregelmässige Körper, die nur 0,011—0,014 mm erreichten. Ueber die Natur der erstgenannten Bestandtheile des Drüseninhalts bin ich zu keiner

Sicherheit gelangt. Sie bestehen aus einem ovalen oder mehr oder weniger länglichen Mittelkörper, um den sich eine hyaline, fast farblose, manchmal leicht bräunliche oder gelbliche Masse lagert, die keinerlei Structur erkennen lässt. Es sind dies die Gebilde, die auch LEYDIG erwähnt hat. Sie entsprechen der Beschreibung für Inthymuskörper der Thymus des Menschen, die ECKER und KÖLLIKER als „concentrische Körper“ der Thymus bezeichnen und die von HASSALL und VIRCHOW zuerst erwähnt wurden.

Die kleinen Körner stellen sich genau so dar wie die Körnchen der Glandula thyreoidea, die ich für Leucocyten halte. Sie haben einen Kern, der Nucleolen besitzt, und einen protoplasmatischen, manchmal etwas körnig erscheinenden Zelleib. Bei längerer Beobachtung kann man, wenn auch nicht bei allen, so doch bei vielen dieser Zellen, eine amöboide Bewegung bemerken. Es werden Pseudopodien ausgesandt, und man kann eine Ortsbewegung in vielen Fällen deutlich wahrnehmen.

Ein *Bufo vulgaris* LAUR. ergab ein in allen Dimensionen kleineres, aber auch sonst gleiches Bild der Thymus wie *Amblystoma*.

Um diese frischen Präparate mit den fixirten und gefärbten in Uebereinstimmung zu bringen, unterzog ich sie wieder unter dem Mikroskop gleicher Behandlung. Sie wurden mit Boraxkarmin oder Methylviolett gefärbt und durch Alkohol steigender Concentration und Xylol in Canadabalsam überführt. So nahmen die Präparate das Ansehen der Schnitte an, Grösse und Form der Elemente der Körnchenmasse in der Thymus glichen sich in beiden Fällen.

Nach meinen Beobachtungen glaube ich auch die Körnchen dieser Thymus als weisse Blutkörperchen ansehen zu dürfen.

2. Specielles.

Zur Untersuchung der Glandula thyreoidea und der Glandula Thymus benutzte ich in den meisten Fällen dasselbe Exemplar einer Art, so dass die Bezeichnungen der Grösse u. s. w. in beiden Fällen dieselben sind. Ich kann also auf den speciellen Theil der Glandula thyreoidea hier verweisen.

I. Ecaudata.

a) Phaneroglossa.

Rana tigrina DAUD.

Unter dem Musculus depressor maxillae inferioris erscheint am

Musculus sternocleidomastoideus ein längliches, spindelförmiges Gebilde von 2,000 mm Durchmesser. Diese Drüse ist lappig, ihre Färbung weisslich. An der Drüse bemerkt man ein schwaches Gefäss und einen schwachen Nerven.

Die Maasse der Drüsendurchschnitte waren 3,000 mm und 0,480 mm, bei einem zweiten Präparat von einem 9 cm langen ♀ 2,000 mm und 0,600 mm. Erfüllt waren sie mit einer feinen Körnchenmasse, deren kleinere Elemente, die ich für Leucocyten halte, 0,0022—0,0055 mm maassen. Sie sind rund oder oval. Die seltener auftretenden grossen Körper sind rund und messen 0,012—0,0167 mm. Sie lassen einen dunklen Kern und einen etwas weniger gefärbten Zelleib erkennen.

Rana catesbiana SHAW.

Als weissliches, flaches und lappiges Gebilde liegt die Glandula Thymus hier in der grossen Spalte zwischen Musculus depressor maxillae inferioris und Musculus sternocleidomastoideus in einer reichlichen Menge von Bindegewebe. Sie misst im Durchmesser annähernd 1,000 mm.

Der mikroskopische Schnitt zeigt unser Organ eingelagert zwischen die Durchschnitte durch obige Muskeln in lockerm Bindegewebe.

Die 0,900 mm und 0,505 mm messende Drüse ist unregelmässig oval. Die Körnchen der Inhaltsmasse halten 0,0035 mm und 0,0069 mm. Sie liegen locker in Zügen, die in ihrer Richtung zum Centrum hinneigen und etwas an die „Schläuche“ LEYDIG's (S. 663) erinnern. Die Körnchen sind rundlich bis spindelförmig und weisen Nucleolen auf. Die grössern Inhaltskörper sind in Form 0,017 mm grosser Scheiben ebenfalls in geringer Anzahl vorhanden.

Rana esculenta L.

Die Glandula Thymus liegt bei diesem Thiere an derselben Stelle wie bei den vorigen, eingebettet in ein dichtes Bindegewebe. Der Durchmesser des ovalen Organs ist ungefähr 0,500 mm.

Der Mikrotomschnitt zeigt die Drüsen von unregelmässiger Form, eingekeilt zwischen den Musculus depressor maxillae inferioris und Musculus sternocleidomastoideus. Der Hauptdurchmesser misst 0,540 mm. Eine lockere Körnchenmasse füllt das Innere. Körnchen von ungefähr 0,004—0,010 mm Grösse machen den Hauptbestandtheil des Inhalts aus. Ihre Form ist unregelmässig, rund bis spindelförmig. Im Innern führen sie mehrere Nucleolen. Ausser diesen kommen noch vereinzelt auch jene grössern Körper vor mit dunklem Kern und

hellerer Peripherie. Sie messen 0,0088—0,0132 mm. Ein feines, aber unregelmässig vertheiltes Bindegewebe durchsetzt die ganze Drüse.

In der Umgebung der Drüse liegt Bindegewebe, in dem mehrere kleine Blutgefässdurchschnitte wahrnehmbar sind.

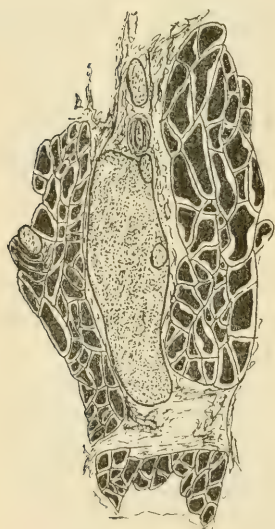
Rana temporaria L.

Der Musculus sternocleidomastoideus ist hier zum grössten Theil von dem Musculus depressor maxillae inferioris bedeckt. Nach querer Durchtrennung des letztern erscheint ungefähr in der Mitte des Verlaufs des zuerst genannten Muskels die Glandula Thymus, dem obern Rande des Muskels lose aufliegend. Sie liegt, von einer bindegewebigen Masse umgeben, in der Nähe einiger feiner Gefässe. Ihre Form ist länglich, ihre Ausmessungen sind ungefähr 2,500 mm und 0,500 mm. Vorn ist die Drüse abgerundet, hinten schräge und etwas breiter als an der Vorderseite. Die Oberfläche scheint glatt zu sein.

Mikroskopisch erweist sie sich im Schnitt länglich oval, von 1,134 mm und 0,567 mm Hauptdurchmesser. Zahlreiches Bindegewebe umschliesst die ganze Drüse. Der Inhalt setzt sich aus vielen kleinen Körnchen der gewöhnlichen Form und einzelnen der seltener auf-

tretenden Körper zusammen. Erstere sind im Durchmesser 0,0067 mm, letztere ungefähr 0,009 mm gross. Sie verhalten sich wie bei den vorigen Arten. Vereinzelt zeigen sich feine Gefässdurchschnitte. Dichtes Bindegewebe durchzieht die ganze Drüse.

Fig. 8.



Rana arvalis NILSS.

Die Thymus liegt dem obern Rande des Musculus sternocleidomastoideus lose auf. Sie misst von oben nach unten ungefähr 1,000 mm, in der Breite nicht ganz 0,500 mm. Sie stellt ein blasses, weiches, pigmentloses Organ dar. Beiderseits findet sie sich in gleicher Lage und Form.

Der mikroskopische Schnitt (Fig. 8) geht durch den Musculus depressor

maxillae inferioris und den Musculus sternocleidomastoideus, zwischen denen im lockern Bindegewebe die Thymus nebst einigen feinen Venen

und Arterien getroffen ist. Die längliche, unregelmässige Drüse misst 1,060 mm in der Längs-, 0,360 mm in der Queraxe. Die Körnchenmasse des Innern setzt sich aus denselben Elementen zusammen wie gewöhnlich: aus runden, 0,0054—0,0085 mm im Durchmesser haltenden Körnern und minder zahlreichen, die 0,0067—0,0100 mm messen. Ein lockeres, stellenweise auch etwas compacteres Bindegewebe durchzieht das ganze Organ.

Rana mascareniensis D. et B.

Die ungefähr 1,000 mm grosse Drüse liegt als lappiges, weissliches Gebilde an der oben bezeichneten Stelle im Bindegewebe. Makroskopisch wies sie nichts Besonderes auf.

Auch mikroskopisch zeigt hier die Glandula Thymus nichts Neues. Ihr Durchschnitt ist von unregelmässiger Form und misst 0,830 mm und 0,370 mm. Eine sehr lockere Körnchenmasse bildet das Innere. Die kleinere Form der Körnchen ist rund und hält 0,0023—0,0035 mm. Die zweite Form tritt hier etwas zahlreicher auf, man findet in jedem Gesichtsfelde (WINKEL, Oc. 1, Obj. 8) mehrere derselben. Sie schwanken im Durchmesser zwischen 0,0077 mm und 0,0132 mm. Das Bindegewebe ist wieder reichlich entwickelt.

Rappia marmorata RAPP.

Aehnlich wie bei allen vorhergehenden Formen tritt die Glandula Thymus auch hier auf. Sie liegt wieder als fast 1,000 grosses Organ an der typischen Stelle.

Auch das Mikroskop zeigt ein entsprechendes Bild. Die Form desselben ist lang gestreckt, die Grösse 0,900 mm und 0,240 mm. Eine feine, lockere Körnchenmasse wird durch Bindegewebe in Inseln und Züge zerlegt. Die Körnchen sind wie die frühern gebaut, die Maasse der grössern seltenern Form schwanken zwischen 0,0132 mm und 0,0155 mm, die der kleinern zwischen 0,0023 mm und 0,0046 mm. Mittels bindegewebiger Massen ist die Drüse dem Durchschnitt des Musculus sternocleidomastoideus angelagert.

Engystoma ovale SCHN.

Die Drüse weist makroskopisch nichts Neues auf. Sie misst ungefähr 0,500 mm und ist von ovaler Form.

Das Präparat zeigt eine gedrungene Drüse von 0,600 mm und 0,460 mm Durchmesser. Sie liegt in Bindegewebe eingebettet. Der Inhalt ist der gewöhnliche, er ist aber ungemein compact gebaut.

Einzelne Gefässdurchschnitte liegen im Innern. Ein dichtes, bindegewebiges Maschenwerk durchzieht die Drüse vorwiegend in der Längsrichtung, so dass die Körnchen wie in Perlschnüren zu liegen scheinen. Die kleinen, runden Körnchen messen 0,0030—0,0046 mm, die grössern, ebenfalls runden oder auch ovalen, bis zu 0,0182 mm.

Callula pulchra GRAY.

An gewöhnlicher Stelle dem Musculus sternocleidomastoideus angelagert trifft man die Thymus dieses Thieres als ovales, nicht ganz 1 mm messendes Gebilde. Die Drüse bietet makroskopisch ein ähnliches Bild wie die besprochenen.

Im Innern zeigt das Mikroskop eine lockere Körnchenmasse von kleinen, runden, 0,0027—0,0035 mm haltenden und nur sehr wenigen grössern, 0,0080 mm messenden Körnchen. Dieselben scheinen theilweise lose im Drüsenraum zu liegen, denn von einem Bindegewebe ist nur sehr vereinzelt etwas zu sehen.

Die Ausmessungen in der Länge des länglich ovalen Drüsenchnittes betragen 0,950 mm bei 0,300 mm in der Breite.

Pseudis paradoxa L.

Etwas tiefer zwischen die beiden, die Lage der Thymus bestimmenden, Muskel eingesenkt, liegt dieselbe bei *Pseudis* dem Musculus sternocleidomastoideus angelagert als weisses, lappiges Gebilde von etwas unregelmässiger, eiförmiger Gestalt und reichlich 1,000 mm Länge. Umgeben ist sie auch hier wieder von Bindegewebe.

Das mikroskopische Präparat zeigt an der Drüse nichts wesentlich Neues. Der Schnitt ist von unregelmässiger Form. Die körnige Inhaltsmasse besteht aus den zwei Formelementen, die sie auch sonst zusammensetzten. Die kleinen Körnchen sind sehr gering an Grösse, 0,0022 mm im Durchmesser; die grossen schwanken dagegen zwischen 0,0088 mm und 0,0220 mm. Sie sind in bedeutend grösserer Anzahl vorhanden als sonst, in jedem Gesichtsfeld des Mikroskops hat man eine ganze Reihe von ihnen. Manche von ihnen haben um einen dunkel gefärbten Kern eine hellere Masse, die gelegentlich etwas körnig erscheint. Andere haben mehr von dem Färbemittel in sich aufgenommen. Ihr Kern ist dunkler, und vornehmlich sie lassen eine concentrische Schichtung der Umgebung des Kerns erkennen, hier wechseln hellere Schichten mit schmälern dunklern ab. Eine Erklärung der Natur dieser Gebilde habe ich aber auch hier nicht auffinden können.

Paludicola fuscomaculata STDCHR.

Die weissliche Thymus liegt als ein sehr kleines Gebilde locker im Bindegewebe, an einem feinen Nervenfaden angeheftet, an dem hintern Rande des Musculus depressor maxillae inferioris.

Das Innere ist angefüllt mit einer Körnchenmasse aus rundlichen, 0,0026—0,0039 mm messenden kleinen Körnchen und sehr vereinzelt Körnern der grössern Form, die hier 0,0052 mm messen. Im Drüsen-schnitt finden sich einzelne Gefässdurchschnitte und sehr wenig Bindegewebe, so dass die Inhaltskörper vielfach frei im Lumen der Drüse zu liegen scheinen.

Leptodactylus caliginosus GIR.

Unmittelbar hinter dem Tympanum, bedeckt vom Musculus depressor maxillae inferioris, findet man an gewohnter Stelle die Thymus dieses Frosches als winzig kleines weissliches Knötchen.

Die linke Drüse ist wie die vorige gebaut. Die Masse der 0,0022 mm messenden, also sehr kleinen Körnchen, ist stellenweise etwas gehäuft, so dass sie hier compacter aussieht. Die grössern sind ziemlich häufig und in ihrer Grösse sehr mannigfaltig, 0,0044—0,0165 mm messend. Bindegewebe ist wiederum wenig vorhanden.

Die Form des Drüsen-schnitts ist annähernd dreieckig, ihre Ausmessungen sind 0,650 mm und 0,570 mm. Im Drüseninnern traf der Schnitt einzelne Blutcapillaren.

Cryptotis brevis GTHR.

Der Musculus depressor maxillae inferioris bedeckt auch in diesem Falle die Thymus, ein weisses lappiges Organ, dessen ovale Form 1,5 mm und 0,5 mm hält.

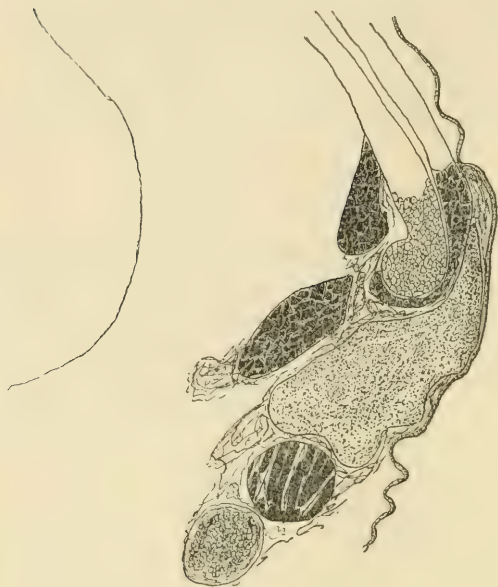
Der Querschnitt durch das Organ ist rund. Die kleinen Körnchen — Durchmesser 0,0027—0,0040 mm — liegen locker, manchmal zu Haufen geballt, im Hohlraum der Drüse. Die grössere Form der Körnchen mit 0,0135 mm liegt verstreut zwischen der Inhaltsmasse. Bindegewebe ist auch hier wenig vorhanden. Die Hauptdurchmesser sind 0,400 mm und 0,450 mm. Die Drüse ist von Bindegewebe umgeben und liegt dem Durchschnitt des Musculus depressor maxillae inferioris angelagert.

Bufo calamita LAUR.

Ich weise auf den schon auf S. 684 erwähnten Kopf eines einjährigen Exemplars dieser Kröte hin.

In der Höhe der beiderseitigen Thymus misst der Durchschnitt durch den Kopf ungefähr 6,000 mm. In den Schnitten, die durch die Kopfpartie hinter dem Auge gelegt sind, erkennt man leicht die

Fig. 9.



Drüsen an beiden Seiten (Fig. 9). Sie liegen unter den Parotiden, die freilich bei diesem jungen Thier, wie überhaupt bei *Bufo calamita*, schwach entwickelt sind. Die Schnitte stellen einen unregelmässigen, lappigen Körper dar, der eng mit einer feinen Körnchenmasse gefüllt ist. Die Körnchen sind rundlich und von ziemlich gleicher Grösse, 0,0033 — 0,0044 mm. Von der grössern Sorte von Körnchen habe ich nur ein einzelnes Stück von 0,0067 mm Durch-

messer gesehen. Bindegewebe ist fast gar nicht im Innern der Drüse vorhanden.

Bei dieser Kröte, wie bei allen Bufonen, ist die Lage der Thymus in so fern etwas geändert, als sie aus der Spalte vom Musculus sternocleidomastoideus und Musculus depressor maxillae inferioris herausgerückt und oberflächlich im Bindegewebe unter den Parotiden verlagert ist.

Bufo viridis LAUR.

Dorsal im Bindegewebe unter den grossen Parotiden liegt die Thymus als grosses, hellgelbes, lappiges Organ, in der Nähe einiger Gefässe. Sie erscheint nach Abpräpariren der Haut des Rückens.

Der 1,152 mm und 0,600 mm messende Drüsenschnitt fällt durch die Menge eines im Bindegewebe liegenden braunen Pigments auf. Dieses tritt in kleinen Partien und auch in geballten Klumpen auf. Zwischen den 0,0041 mm messenden, rundlichen Drüsenkörnchen sieht

man einzelne Capillaren durchschnitten. Bindegewebe ist in geringem Maasse vertreten. Neben den Drüsenschnitten liegen mehrere Schnitte von Venen und Arterien.

Bufo vulgaris LAUR.

Die Präparation geschieht in normaler Weise. Die Glandula parotis wird mit der Haut fortgenommen. Dann erscheint unter der vordern Hälfte dieser Hautdrüse ein starkes, blutgefässreiches Bindegewebe. In ihm liegt die vielfach gelappte, gelbe Glandula Thymus. Von unten tritt die Arteria maxillaris communis zu derselben herauf. Sie giebt in das Bindegewebe zahlreiche Blutgefässe ab.

Die Arteria maxillaris communis erscheint im Schnitt neben dem der Thymus, letzterer an Grösse fast gleich kommend. Ebenso erscheinen im Bindegewebe, welches beide einhüllt, weitere Gefässdurchschnitte. Die Drüse misst im Präparat 1,750 mm und 0,850 mm. Sie hat in Folge sehr enger Lagerung ihres Körncheninhalts ein compactes Aussehen. Die zahlreichen, rundlichen oder ovalen, 0,0022—0,0055 mm haltenden Körnchen führen zwischen sich wenig Bindegewebe. Die grössere Form von Körnchen — Durchmesser 0,0108 bis 0,0160 mm — ist nur sehr vereinzelt vertreten. Blutgefässe kommen in der Drüse auch nur in geringer Anzahl vor.

Hyla crepitans WIED.

Am hintern Rande des Tympanums im Bindegewebe, welches an dem Musculus depressor maxillae inferioris vorn anliegt, findet sich die Glandula Thymus als 2,000 mm im Längsmesser, 1 mm in der Quere grosses, gelapptes Organ. Von Färbung ist sie weisslich, ähnlich wie das umgebende Bindegewebe. Gefässe liegen nicht in ihrer Nähe.

Der Schnitt ergiebt ein 1,065 mm und 0,390 mm messendes Gebilde, welches in gewöhnlicher Weise erfüllt ist. Die Körnchen sind in der überwiegenden Mehrzahl rund, mit 0,0033 mm Durchmesser. Sie liegen locker im Bindegewebe und lassen eine Anordnung in Zügen, zwischen denen körnchenarme Partien sich hinziehen, wahrnehmen. Die grössere Form der Körnchen kommt mit 0,018—0,0189 mm weniger zahlreich ebenfalls vor. Sie zeichnet sich hier durch die klare Differenzierung zwischen Kern und Zelleib aus. Der Kern hat intensiv den Farbstoff aufgenommen, während der blassere Zelleib als ziemlich homogene Substanz den Kern concentrisch umgiebt.

Pelobates fuscus LAUR.

Die Thymus ist ein stecknadelkopfgrosses, weissliches Organ, welches in der Höhe der Mitte des Tympanums im Bindegewebe unter dem Vorderrande des Musculus depressor maxillae inferioris sich findet.

Sie misst im mikroskopischen Präparat 1,050 mm und 0,360 mm. Die kleinen Körnchen sind im Durchmesser 0,0022—0,0044 mm gross, die seltenere Form 0,0088 mm. Bindegewebe findet sich in der Drüse etwas zahlreicher als gewöhnlich. Neben der Drüse liegt der Schnitt der Arteria maxillaris communis und einer kleinern Vene.

Alytes obstetricans LAUR.

In der Lage schliesst sich hier die Thymus derjenigen von *Pelobates* an. Sie ist ein längliches Organ, welches in einem reich pigmentirten Bindegewebe gelagert ist.

Der Drüsenschnitt ist polygonal, 0,550 mm und 0,415 mm messend. Die Körnchenmasse ist locker, sie wird von wenig Bindegewebe durchzogen. Die kleinen, runden oder ovalen Inhaltskörner sind 0,0033—0,0066 mm im Durchmesser gross. Die grössere Form misst 0,0100—0,0110 mm. Sie sind nur recht vereinzelt vertreten. Neben der Drüse sind einzelne kleine Gefässe getroffen.

b) *Aglossa*.*Xenopus muelleri* PTRS.

Tief ins Bindegewebe eingesenkt liegt die Thymus auf dem Musculus sternocleidomastoideus unter dem Vorderrande des Musculus depressor maxillae inferioris. Sie stellt ein 0,500 mm messendes weisses Gebilde dar. In ihrer Nähe verläuft die Arteria maxillaris communis.

Diese Arterie erscheint auch im Schnitt mit einigen andern wieder neben dem kaum grössern Schnitt durch die Thymus. Letztere ist 0,480 mm und 0,690 mm gross und von rundlicher Form. Die kleinen runden Körnchen liegen nebst einzelnen Capillaren in wenig Bindegewebe, welches die Drüse durchzieht. Sie messen im Durchmesser 0,0025 mm und sind ziemlich gleichmässig über die Drüse vertheilt. Die nur einzeln auftretenden braunen Körnchen der grössern Form halten bis zu 0,0108 mm im Hauptdurchmesser.

Die Schnitte durch die Drüse und die Gefässe sind von reichlichem Bindegewebe umgeben.

II. Caudata.

Salamandra maculosa LAUR.

Beim Feuersalamander fand ich die Drüse an der von LEYDIG (siehe oben S. 664) angegebenen Stelle: „Sie liegt als ein im längsten Durchmesser 4''' grosses, weiches, lappiges Gebilde unmittelbar unter der Haut, am hintern Ende des Kopfes, unmittelbar unter den Parotiden. Es besteht aus grossen, von Blutgefässen umspinnenden Blasen, und diese sind angefüllt mit klaren zelligen und kernigen Elementen, welche 0,006''' grosse Kerne einschliessen. Jeder Kern enthält mehrere Nucleoli, oder der Kern ist einfach oder mehrfach eingeschnürt, und auf jedes Kernsegment kommt ein Nucleolus. Ein kleiner Lappen der Thymus, nach unten und hinten zu gelegen, ist stark schwarz pigmentirt, während die Hauptmasse fast vollständig pigmentfrei ist.“

Diese Ortsbestimmung LEYDIG's wurde durch meine Untersuchungen bestätigt. Ich sah die Drüse stets unter dem hintern Ende der Glandula parotis in dunkel pigmentirtem Bindegewebe. Die Drüse selbst erscheint gleichförmig hell braun, von dem schwarz pigmentirten untern Lappen habe ich in keinem Falle etwas gesehen. Es ist aber sehr wohl denkbar, dass LEYDIG's Beobachtung ebenfalls richtig ist, da das Pigment individuell verschieden stark auftritt. Die lappige Drüse mass ich mit 3,000 mm und 4,000 mm.

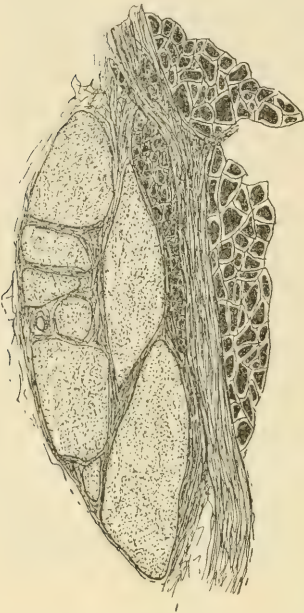
Der unregelmässig geformte Drüsenschnitt von 0,9875 mm und 0,6850 mm Hauptdurchmessern ist gebaut wie die oben besprochenen Anurendrüsen. Die kleinen, rundlichen Körnchen weisen im Innern deutlich mehrere Nucleolen auf, ihr Durchmesser ist 0,0054—0,0070 mm. Sie liegen am Rande gehäufte als in der Mitte, sind im Uebrigen aber gleichmässig vertheilt. Die zweite Form liegt zerstreut in der Drüse. Sie lässt einen deutlichen, 0,008 mm grossen Kern erkennen und misst mit der klaren, homogenen Zellsubstanz bis 0,0216 mm. Eine Vene lässt sich in ihrem Eintritt in den Drüsenkörper deutlich verfolgen.

Molge cristata LAUR.

Die Haut des Rückens wird in gewöhnlicher Weise abpräparirt. Dann findet man oberflächlich im Bindegewebe die flache, lappige 1,75 mm im Durchmesser messende Thymus. Durch das Bindegewebe ziehen dunkel pigmentirte Streifen. Neben der Drüse steigt ein starker Nerv auf.

Die im Schnitt länglich ovale Drüse (Fig. 10) enthält ausser der gewöhnlichen kleinen Körnchenform mehr Bindegewebe als sonst, und

Fig. 10.



dasselbe ist in Zügen vornehmlich angeordnet, so dass dadurch eine, wenn auch unvollkommene, Eintheilung in gesonderte Partien zu Stande kommt. Diese Thymus des grossen Kamm-Molchs entspricht noch am besten der Beschreibung LEYDIG's (vergl. oben S. 664), wenn er sagt: die Drüse ist zusammengesetzt aus Blasen, die reichlich von Blutgefässen umspinnen erscheinen, ohne Pigment sind und so dicht von einem zelligen Inhalt erfüllt sind, dass es noch näherer Untersuchung bedarf, ob die Blasen nach allen Seiten geschlossen sind, oder ob sie nicht in einen oder mehrere, aber dann auch abgeschlossene Centralräume des ganzen Drüsenkörpers münden.

Die Züge von Bindegewebe schliessen nach meiner Ansicht keine allseitig geschlossenen Blasen ein, denn man trifft wiederholt auf Stellen, wo die schein-

baren Blasen mit einander communiciren. Ebenso habe ich von einem oder mehreren Centralräumen nichts beobachtet. In meinen Präparaten bestehen die Züge von Bindegewebe aus lockern Fasern, die gelegentlich aus einander weichen und auch Körnchen in sich einschliessen. Blutgefässe sind in meinen Präparaten an verschiedenen Stellen in und ausserhalb der Drüse getroffen. Pigment fehlt.

Gegen die Blasen, die die Drüse zusammensetzen könnten, spricht auch der Umstand, dass ich dieses Bild in solch ausgeprägter Anordnung der Bindegewebszüge nur bei *Molge cristata* fand.

Die Ausmessungen der Drüse betragen 2,064 mm und 0,650 mm; die der runden Körnchen 0,0075—0,0095 mm; die der hier nur ganz einzeln vorhandenen grössern Inhaltselemente 0,0154 mm. Die kleinern Körnchen lassen meist besonders deutlich Nucleolen erkennen. Bindegewebe umhüllt die ganze Drüse und befestigt es am Musculus sternocleidomastoideus.

Molge alpestris LAUR.

Die Thymus des Alpen-Molchs ist ebenso zu finden wie bei obiger Art. Sie liegt unmittelbar unter den wenig entwickelten Parotiden im Bindegewebe.

Ueber dem Schnitt durch diese Hautdrüse trifft man unter dem Mikroskop den rundlich ovalen Schnitt der Thymus, der durch Bindegewebe mit der Parotis verbunden ist. Er misst 0,870 mm und 0,144 mm. Nur wenig Bindegewebe zieht sich zwischen den kleinen, 0,0088—0,0100 mm grossen Inhaltselementen hin. Dieselben sind dicht und ziemlich gleichmässig durch die Drüse vertheilt. Die grosse, hier hell braune Form von Körnchen liegt vereinzelt, bis zu 0,0140 mm gross, zwischen den kleinern Körnchen. Blutgefässe sah ich im Schnitt nicht.

Molge vulgaris LAUR.

Die Lage der Thymus ist hier gegen die vorigen Arten nicht verändert. Sie liegt in einem stellenweise schwarz pigmentirten Bindegewebe.

Das Epithel der Drüse zeigt im Schnitt, wie auch das umgebende Bindegewebe, schwarzes Pigment. In dem Drüsenhohlraum fehlt das Pigment dagegen. Der Schnitt ist rund, von 0,610 mm und 0,490 mm grössten Durchmesser.

Die gleichmässig über die Drüse vertheilten runden Körnchen messen 0,0054—0,0081 mm. Die sehr selten auftretenden grössern Körper sind bis 0,0135 mm im Durchmesser. Wenig Bindegewebe zieht durch die Drüse. Blutgefässe sind in der Drüse nicht bemerkbar.

Amblystoma tigrinum GREEN, Zool. Garten Hamburg.
Länge des Thieres 9 (17,5) cm; Geschlecht ♀.

Hier liegt die Musculatur etwas anders als bei den voll entwickelten Urodelenformen.

Nach Fortpräpariren der Rückenhaut sieht man lateral der Medianen die langen Rückenmuskeln, die eine segmentale Eintheilung zeigen. Nach aussen von diesen verlaufen die Musculi levatores arcuum branchiarum. Trennt man nun die Musculatur an dem lateralen Rande des starken Rückenmuskels aus einander, so sieht man in der Mitte von innen und hinten kommend den Ursprung der starken Kiemengefässe, die sich fingerförmig zu den einzelnen Kiemenbogen

hinziehen. Verfolgt man die Gefässe in ihrem Verlauf nach aussen, so trifft man an dem 3. Gefäss von vorn in der Höhe des hintern Randes des 2. Myocomma des Rückenmuskels eine 2 mm lange, 0,75 mm breite Thymus. Nach vorn an den andern Gefässen entdeckt man dann noch 2 weitere Drüsen. Sie kommen der ersten an Grösse ungefähr gleich. Alle sind weissliche, weiche, lappige Gebilde.

Eine Constanz im Auftreten der Thymus der Zahl nach habe ich bei *Amblystoma tigrinum* selber oder bei der weissen Varietät nicht finden können. Die Zahl der Drüsen wechselte nicht nur individuell, sondern ich fand auch Verschiedenheiten bei demselben Thier auf den beiden Seiten.

Die Lage der Thymus bei meinen Thieren gleicht also derjenigen, die LEYDIG (vergl. oben S. 665) gab. Nur fehlt bei ihm die Angabe der Mehrzahl der Drüsen, die ich stets gefunden habe.

Ueber die mikroskopische Untersuchung von frischem Material berichtete ich schon oben S. 695.

Die Mikrotomschnitte mussten in einer Längsrichtung des Körpers gelegt werden, damit man möglichst alle vorhandenen Drüsen neben einander traf.

Die Präparate eines alten Axolotl boten folgendes Bild: Auf dem Schnitt sieht man 3 gleichförmig gebaute Drüsen. Sie liegen hinter einander im Bindegewebe; neben ihnen sind kleinere Gefässe getroffen. Auf einzelnen kann man auch die grossen Kiemenarterien erkennen. Die Drüsen sind auf einem mittlern Schnitt in den Hauptmessern: 0,690 mm und 0,423 mm, 1,080 mm und 0,730 mm, 0,720 mm und 0,490 mm. Die sie erfüllende Körnchenmasse ist locker und führt wenig Bindegewebe, die Körnchen messen 0,0081—0,0102 mm und lassen deutlich Nucleolen erkennen. Die grössere Form ist in meinen Schnittpräparaten seltener als bei den frischen Zupfpräparaten, sie messen ungefähr 0,022 mm. Sie sind vielleicht auch durch die etwas überfärbten kleinern Inhaltselemente verdeckt. Neben den Körnchen trifft man in der Drüse auf kleine Gefässdurchschnitte.

III. Apoda.

Siphonops annulatus MIK., Paraguay. Dr. BOHLS. Länge des Thieres 35 cm.

LEYDIG's (vergl. oben S. 665) Angaben über die Glandula Thymus der Coecilia stimmen mit meinen Wahrnehmungen bei *Siphonops annulatus* überein bis auf den Unterschied, dass ich nur

3 statt der von LEYDIG angegebenen 4 Drüsen makroskopisch sah. Nachher ergab sich unter dem Mikroskop auch die Vierzahl der Drüsen meines Exemplars. Die Drüse erscheint, wie LEYDIG ausführte, nach Wegnahme der äussern Haut im Nacken an derselben Stelle, wo sie bei allen eben beschriebenen Urodelen ruhte, hinter und über dem Unterkieferwinkel. Sie ist dann noch umhüllt von einer etwas pigmentirten Bindegewebsschicht, die auch die zunächst gelegenen Muskelgruppen überzieht. Die Drüse ist braungelblich, besteht aus vier hinter einander liegenden Knötchen und ist mit körniger Masse erfüllt, die in der Mitte jedes Follikels intensiv gelb gefärbt ist.

In Folge der ziemlich weit fortgeschrittenen Maceration musste ich mein einziges Stück sehr schonen und von einer vollständigen Präparation absehen, um einen gänzlichen Zerfall zu verhüten. Ich fand 3 gelbliche, hinter einander im Bindegewebe unter der Haut des Nackens liegende Drüsen, die zusammen eine Länge von ungefähr 4,000 mm hatten.

Der Mikrotomschnitt (Fig. 11) gab die 4 Drüsen in einer bindegewebigen Umhüllung in der Längsaxe hinter einander liegend. Der ganze drüsige Complex mass 4,590 mm bei 0,324 mm Breite, die einzelnen Blasen: 1,190 mm und 0,198 mm; 1,026 mm und 0,184 mm; 1,089 mm und 0,288 mm; 0,909 mm und 0,130 mm. Die Form der Blasen war länglich und ziemlich regelmässig. Die innere Körnchenmasse bestand aus ungefähr 0,0033 mm grossen, rundlichen oder spindelförmigen Körnchen. Blutgefässe waren weder innerhalb noch in unmittelbarer Umgebung der Drüsen getroffen.

Ergebnisse ¹⁾).

Die Glandula Thymus tritt bei Ecaudaten und Caudaten mit Ausnahme der larvalen Form des *Amblystoma tigrinum* stets in der Einzahl auf.

Der Inhalt der Thymus ist ein oft sehr feines, bindegewebiges

Fig. 11.



1) Vgl. auch S. 692 ff.

Maschenwerk, durch das in manchen Fällen feine Capillaren ziehen. In den Maschen liegen Leucocyten und daneben in verschiedener Zahl Körper, die aus der Histologie der Säuger als HASSAL'sche Körperchen bekannt sind.

Amblystoma tigrinum besitzt eine wechselnde Anzahl von Thymus; *Siphonops*, wie LEYDIG (6-8) angab, 4 hinter einander liegende Drüsen.

Die Furchen auf der äussern Fläche des Carnivorenhirns.

Von

Dr. Franz Rink.

Hierzu Tafel 36—37.

Wenn wir an der Hand der Literatur die Geschichte der Beschreibung der Oberflächenverhältnisse auf der Grosshirnrinde der Säugethiere verfolgen, so lassen sich in Bezug auf die Art der Darstellung deutlich zwei verschiedene Richtungen unterscheiden.

Die ältere hiervon legte hauptsächlich auf die Beschreibung der Hirnwindungen Werth, während die Furchen fast gänzlich hierbei ausser Betrachtung kamen.

LEURET (1) war der Begründer dieser Darstellungsweise, wobei in seinem classischen Werk das Fuchshirn den Ausgangspunkt für die gesammte Betrachtung bildete.

HUSCHKE (2), DARESTE (3), GERVAIS (4) und FLOWER (5) lehnten sich im Grossen und Ganzen an die LEURET'sche Methode an, legten jedoch dem Fuchshirn eine noch viel grössere Bedeutung bei, indem sie von der rein willkürlichen Annahme ausgingen, dass die regelmässig über der Sylvischen Furche angeordneten Windungen desselben den Urtypus des Säugethierhirns repräsentirten.

OWEN (6) bahnte für die Beschreibung der Gehirnoberfläche eine neue Richtung an, indem er neben den Windungen auch die Furchen berücksichtigte und die Homologien derselben durch die ganze Säugethierreihe festzulegen versuchte; auch unterschied er schon nach der Constanz ihres Vorkommens zwischen primären und secundären Furchen.

Nachdem WILDER (7) bereits vollständig der alten Methode entsagt und nur noch die Furchen betrachtet hatte, war es vor allen Dingen PANSCH (8), welcher die Wichtigkeit der Furchen gegenüber der nur beschränkten Bedeutung der Windungen hervorhob, nament-

lich auch auf die Tiefe der Furchen hinwies und in seiner Arbeit über das Carnivorenhirn den aufgestellten Forderungen nach Möglichkeit gerecht zu werden sich bemühte. Entgegen der bisher üblichen Bezeichnungsweise bedient er sich in seiner Beschreibung für die Furchen mit wenigen Ausnahmen deutscher Namen, was jedoch in so fern seine Nachtheile hat, als oft mehrere vollständig differente Furchen unter einem Namen gebracht sind.

Von jener Zeit ab fand die Darstellung der Furchen immer mehr Anklang, und wenn einige Autoren, wie MEYNERT (10), ELLENBERGER (11) und TURNER (12), auch noch den Windungen ihre Aufmerksamkeit schenkten, so zogen sie, mit Ausnahme von MIVART (13), welcher sich wieder mehr von der alten LEURET'schen Anschauungsweise leiten liess, gleichzeitig auch die Furchen in gebührende Berücksichtigung.

Ins Besondere war es aber KRUEG (14, 15), welcher, dem Beispiele PANSCH's folgend, sich streng an die Furchenbeschreibung hielt. Namentlich wurde die bereits von OWEN (6) mehr nach oberflächlicher Schätzung geschaffene Eintheilung der Furchen von KRUEG (14, 15) auf Grund seiner histologischen, entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend morphologischen Untersuchungen in höchst zweckmässiger Weise verbessert und erweitert. Er unterschied hiernach zwischen Grenzfurchen, welche er „geradezu als Scheidewände zwischen histologisch sehr differenten Gebilden“ ansah, Hauptfurchen, welche „höchst wahrscheinlich auch Grenzmarken im histologischen Aufbau der Rinde bilden“ und allen Species einer Ordnung constant zukommen, ferner Nebenfurchen, „häufig, aber doch nicht immer vorkommende, für die Charakteristik der einzelnen Familien wichtige Furchen“ und schliesslich accessorische Furchen, die nicht constant den Individuen einer Species zukommen.

Mit Hülfe dieses Systems führte KRUEG (14, 15) in seiner Arbeit über das Ungulatenhirn und der weitem, besonders eingehenden über das Gehirn der zonoplacentalen Säugethiere die Homologien der Furchen bis ins einzelne durch; in der Benennung derselben greift er auf die OWEN'sche und WILDER'sche Nomenclatur zurück, die er jedoch noch wesentlich erweitert.

Ausser der letztgenannten und der bereits früher erwähnten Arbeit von PANSCH (9) ist das Carnivorenhirn in Bezug auf die Furchen in einer derart umfassenden Weise nicht wieder behandelt worden.

Die Arbeit MIVART's (13), welche etwa in Betracht kommen könnte, befasst sich jedoch fast ausschliesslich nur mit den Windungen, wodurch die Genauigkeit der Darstellung wesentlich beeinträchtigt ist.

Hierzu kommt noch, dass der Verfasser meistens auf fremde Abbildungen verweist, was naturgemäss das Verständniss dem mit der Sache nicht völlig Vertrauten bedeutend erschwert.

Die spätern Angaben, welche auf die Hirnfurchen der Carnivoren Bezug haben, sind theils nur oberflächlich, wie diejenigen TURNER's (12), theils beschränken sie sich, wie bei ELLENBERGER (11), ZIEHEN (16) und FAMILIANT (17), immer auf einzelne Familien, wobei von dem letztern Autor mehr die Aufstellung der Homologien zwischen den Furchen des Carnivoren- und Primatenhirns in den Vordergrund der Betrachtung gestellt wurde.

Unter diesen Umständen schien es mir lohnend, die Furchenverhältnisse bei sämmtlichen Familien der Carnivoren einer erneuten Untersuchung zu unterziehen, um so mehr als die Darstellung KRUEG's (15) trotz ihrer Ausführlichkeit noch manche Lücke aufweist.

Methode der Darstellung.

Was zunächst die Anordnung betrifft, in welcher die einzelnen Raubthierfamilien beschrieben wurden, so habe ich hierbei die Einteilung KRUEG's (15) befolgt.

Dem gemäss wurde mit der Familie der Caniden, der ich als Anhängsel einige Bemerkungen über das Variiren der Furchen beim Hund anfügte, begonnen und hieran die Besprechung der übrigen Familien: *Felidae*, *Hyaenidae*, *Viverridae*, *Mustelidae* und *Ursidae* angeschlossen.

Mir schien diese Reihenfolge in so fern am zweckmässigsten, als sie sich sehr gut mit dem Verhalten der ersten Bogenfurche in Einklang bringen lässt, deren stufenweise Rückbildung gleichsam natürliche Uebergänge zwischen den einzelnen Familien herstellt.

In der Darstellung sind die Furchen nur so weit berücksichtigt worden, als sie sich dem Beschauer von aussen her darbieten. Es geschah dies mit Rücksicht auf das werthvolle Material, welches bei der Untersuchung der Medianfläche, ohne hierüber etwas wesentlich Neues bringen zu können, geopfert worden wäre.

Wie bei KRUEG (15) wurde zwischen Grenz-, Haupt- und Nebenfurchen unterschieden. Auch hinsichtlich der Furchenbenennung ist die allgemein gebräuchliche Nomenclatur KRUEG's beibehalten worden.

1. *Canidae*.

Die einfachen und regelmässigen Verhältnisse, welche uns bei der Betrachtung der Gehirnoberfläche der Caniden, besonders der des

Fuchses, sofort ins Auge springen, lassen es natürlich erscheinen, dass dieselben, wie die zahlreichen hierüber existirenden Beschreibungen lehren, mit einer gewissen Vorliebe behandelt worden sind.

Bei LEURET (1) finden sich die Caniden in der 3. Gruppe vereint, die bei ihm in so fern eine besonders wichtige Rolle spielt, als das Gehirn vom Fuchs, wie bereits früher erwähnt, seiner gesammten Beschreibung zu Grunde gelegt ist.

Er zählt ganz richtig 6 Windungen und zwar 4 äussere, eine innere und die Unteraugenhöhlenwindung. Von Furchen führt er nur die F. Sylvii, eine auf dem hintern Abschnitt der dritten Windung gelegene und den von ihm benannten „sillon crucial“ an.

Nahezu übereinstimmend hiermit beschreiben HUSCHKE (2), DARESTE (3) und GERVAIS (4) das Canidenhirn, nur dass die beiden Letztgenannten die Bezeichnung der Bogenwindungen etwas abgeändert haben.

Eine nach den damaligen Begriffen schon ziemlich genaue Darstellung des Fuchsgehirns finden wir bei OWEN (6).

Auf den entsprechenden Zeichnungen (fig. 89, 92) nennt er an Furchen die unmittelbar über der F. Sylvii gelegene Bogenfurche „f. ectosylvian“, die mittlere „f. supersylvian“ und ihren hintern Schenkel „f. postsylvian“, die obere Bogenfurche in ihrem vordern Abschnitt „f. coronal“, in ihrem hintern „f. lateral“. Ausser diesen führt er noch die „f. ectorhinal“ und die als „f. frontal“ benannte Kreuzfurche an.

Ziemlich in derselben Weise bezeichnet WILDER (7) die Furchen, denen er als weitere die „f. ectolateral“ hinzufügt.

MEYNERT (10) stimmt in seiner Abhandlung der Hauptsache nach mit seinen Vorgängern überein; die aus der F. rhinalis entspringende F. praesylvia hält er jedoch irriger Weise für den vordern Ast der Sylvischen Furche, während sie bekanntlich eine vollständig selbstständige Furche vorstellt. Auch die Bezeichnung F. centralis, welche er für die F. coronalis gebraucht, ist entschieden zu verwerfen, da nach der heutigen Anschauung die F. cruciata und nicht die F. coronalis als das Homologon der F. centralis des menschlichen Gehirns angesehen wird.

PANSCH (9), welcher, wie vorerwähnt, deutsche Namen für die Furchen gebraucht, bezeichnet auf dem Canidenhirn die direct über der F. Sylvii gelegene Bogenfurche als „unterste Bogenfurche“, die mittlere als „laterale bogenförmige Hauptfurche“, die darüber gelegene als

„obere longitudinale Hauptfurche“, die *F. praesylvia* als „vordere senkrechte Hauptfurche“, die *F. ectolateralis* als „hintere laterale Furche“, während er die *F. cruciata* in deutscher Uebersetzung gelten lässt. Er stimmt in der Auffassung der Oberflächenverhältnisse mit KRUEG (15) vollständig überein; indem dieser jedoch mehr specialisirt, bringt er uns zum ersten Mal eine vollkommen exacte Darstellung des Canidenhirns.

In gleich eingehender und vielleicht noch übersichtlicherer Weise behandelt ELLENBERGER (11) in seiner Specialarbeit die Furchen und hiervon getrennt die Windungen des Hundehirns. In der Benennung der Furchen lehnt sich der Verfasser an die Nomenclatur KRUEG's an, mit dem er auch in der Auffassung der einzelnen Furchen übereinstimmt.

Ich habe bereits erwähnt, dass MIVART (13) vorzugsweise die Windungen betrachtet; er bekennt sich im Allgemeinen für das Canidenhirn zu den 4 über der *F. Sylvii* gelagerten LEURET'schen Windungen, die er von unten nach oben als „first und second Sylvian gyrus“, „parietal gyrus“ und „sagittal gyrus“ aufführt.

Schliesslich findet sich noch bei TURNER (12) eine kurze, im Grossen und Ganzen richtige Besprechung des Canidenhirns. Er unterscheidet gleichfalls die 4 LEURET'schen Windungen, welche von 3 Furchen, „suprasylvian“, „medio-lateral“ und „lateral“, getrennt werden. Die übrigen Furchen sind auf der Abbildung wie bei KRUEG benannt.

In der nachfolgenden Beschreibung ist unter Benutzung der an eigenem Material angestellten Beobachtungen im Wesentlichen nach KRUEG (15) und ELLENBERGER (11) verfahren.

Da die Grenzfurchen in ihren gegenseitigen Beziehungen bei den einzelnen Familien wenig Unterschied zeigen, so ist, um Wiederholungen zu vermeiden, nachstehend gleichzeitig die Charakteristik für sämtliche Carnivoren gegeben.

A. Grenzfurchen.

Von diesen kommen für uns in Betracht:

1) *F. rhinalis*. Sie bildet die äussere Begrenzung des Lobus olfactorius und erstreckt sich von der *F. Sylvii* bis zum Bulbus olfactorius.

2) *F. rhinalis posterior*. Sie ist die Fortsetzung der vorigen Furchen und grenzt den Lobus pyriformis lateralwärts ab.

B. Haupt- und Nebenfurchen (Fig. 1 u. 2).

1) *F. Sylvii*. Sie entspringt bei allen Caniden an der Stelle, wo die *F. rhinalis* sich in die *F. rhinalis posterior* fortsetzt, und verläuft in mässiger Länge auf der lateralen Fläche schräg nach hinten und oben. Für gewöhnlich ist die Insel von den Furchenlippen vollständig überdeckt, so dass die *F. Sylvii* als einfache Furche erscheint. Doch kommt es auch vor, dass die Insel frei zu Tage liegt und die *F. Sylvii* die ursprüngliche Theilung in einen Spitzenfortsatz und die beiden Schenkel zeigt, wie dies ELLENBERGER (11) an 3 Mopsgehirnen beobachtet hat.

2) *F. praesylvia*. Sie nimmt ihren Ursprung ungefähr aus der Mitte der *F. rhinalis* und umkreist in einem nach hinten offenen Bogen die vorderen Enden der drei Bogenfurchen sowie die *F. cruciata*.

Die Bogenfurchen.

Sie sind nur bei dieser Familie vollzählig vorhanden und umziehen etagenartig die *F. Sylvii*.

3) Die erste Bogenfurche (*F. ectosylvia* WILDER) hat ungefähr halbelliptische Gestalt. Ihre beiden Schenkel, *F. anterior* und *F. postica*, sind zur *F. Sylvii* gleich gerichtet. Da, wo dieselben an das Mittelstück stossen, sind häufig zwei nach oben gerichtete Fortsätze vorhanden.

4) Die zweite Bogenfurche, *F. suprasylvia*, hat ein stark nach abwärts gekrümmtes Mittelstück, welches gewöhnlich unmerklich in den wieder parallel zur *F. Sylvii* verlaufenden hintern Schenkel, *F. suprasylvia posterior*, übergeht. Nur selten sind beide getrennt. Wegen des eigenthümlichen Verlaufs, welchen beide Furchen nehmen, hat man sie wohl auch mit einem C verglichen.

Der vordere Schenkel ist etwas eingebogen. An seiner Verbindung mit dem Scheitelstück entspringt oft eine kurze, nach oben und vorn gerichtete Furche, welche ELLENBERGER (11) als *F. ansata minor* bezeichnet.

5) Die dritte Bogenfurche.

a) Der hintere Schenkel, *F. medilateralis*, ist der Regel nach mit dem Mittelstück verbunden und verläuft zum hintern Hemisphärenrand nahezu parallel.

Nach KRUEG (15) ist die *F. medilateralis* immer vorhanden, während sie nach ELLENBERGER (11) am Hundehirn zuweilen auch fehlen soll.

b) Das Mittelstück, *F. lateralis*, verläuft zum Medianspalt vollkommen parallel. Ihr hinteres Ende sendet häufig eine nach oben gerichtete Kerbe, welche nach ELLENBERGER (11) zuweilen Furchengestalt hat und von ihm dann *F. occipitalis transversa* genannt wird.

c) Die *F. ansata* entspringt aus der Vereinigungsstelle der *F. lateralis* und dem vordern Schenkel. Sie stellt eine kurze, schräg nach oben und vorn gerichtete Furche dar.

d) Der vordere Schenkel, *F. coronalis*. Dieselbe ist immer mit der *F. lateralis* verbunden, umkreist schwach bogenförmig die *F. cruciata* und reicht mit ihrem untern Ende bis nahe an die *F. praesylvia*.

In dem breiten Raum, welchen der hintere Abschnitt der *F. lateralis* und die *F. medilateralis* einerseits und die *F. suprasylvia posterior* andererseits begrenzen, liegt:

6) Die *F. ectolateralis*. Sie beginnt in der Gegend der Ursprungsstelle der *F. suprasylvia posterior* und verläuft mit dieser parallel abwärts bis nahe zum hintern Hemisphärenrand.

7) *F. confinis*. Sie liegt zwischen der *F. lateralis* und dem Medianspalt und ist relativ schwach entwickelt. Mitunter ist sie auch nur stückweise vorhanden, zuweilen kann sie auch ganz fehlen.

8) *F. cruciata*. Sie entspringt bei allen Caniden fast immer aus der *F. splenialis* und schneidet nahezu rechtwinklig zum Medianspalt die Oberfläche an der Grenze des vordern und mittlern Drittels in ziemlich beträchtlicher Ausdehnung ein.

Vor und hinter der *F. cruciata* sieht man häufig seichte Eindrücke von wechselnder Ausdehnung. Sie werden als *F. praecruciata* und *F. postcruciata* bezeichnet. An meinem Fuchshirn (Fig. 1) fehlte die *F. praecruciata*.

9) Die *F. prorea* ist nur schwach entwickelt. Sie entspringt häufig aus der *F. praesylvia* in der Nähe des obern Endes derselben und verläuft zuweilen parallel, zuweilen schräg zum Medianspalt oft bis auf die vom Bulbus olfactorius bedeckte Fläche.

10) *F. olfactoria*. Sie liegt in einer Grube ganz unter dem Bulbus olfactorius verborgen und bildet einen tiefen Einschnitt, welcher der Regel nach aus der *F. rhinalis* entspringt.

*

*

*

Die oben geschilderten Verhältnisse am Canidenhirn finden sich nur constant beim Fuchs und Wolf, während das Hundehirn in der Anordnung der Furchen vielfach variiert.

Obwohl dies allgemein bekannt ist, so fehlt es bis jetzt an einer Uebersicht über die Furchen, bei denen Variationen vorkommen, und über die Häufigkeit, mit welcher diese auftreten.

Zur Beantwortung dieser Fragen habe ich im Ganzen 13 Hemisphären untersuchen können, wobei ich, wie ich gleich im Voraus bemerken will, nur auf die Hauptfurchen und die wichtigsten Nebenfurchen: *F. anterior*, *F. postica*, *F. ectolateralis* und *F. medilateralis*, Rücksicht genommen habe.

1) *F. Sylvii*. Diese Furche fand ich nur in 4 Fällen isolirt. In den übrigen Fällen stand sie mit der *F. ectosylvia* in Verbindung, wobei 2mal die Anastomose eine derartige war, dass die Sylvische Furche in ihrem Verlauf nicht unterschieden werden konnte.

2) *F. praesylvia*. Dieselbe war in 9 Fällen dem allgemeinen Typus treu geblieben. 3mal stand sie in Verbindung und zwar 1mal mit der *F. coronalis* und 2mal mit der *F. prorea*. In einem Falle fehlte sie, bezw. war sie nur durch einige unzusammenhängende, schwach ausgeprägte Furchenstücke repräsentirt.

3) *F. ectosylvia*. Diese Furche war, als Ganzes betrachtet, in 11 Fällen normal. In 2 Fällen waren die beiden Bogenschenkel, *F. anterior* und *F. postica*, ohne Verbindung.

Was die beiden Schenkel, für sich betrachtet, anlangt, so war:

a) *F. anterior* in 7 Fällen mit keiner der angrenzenden Furchen in Verbindung. In den übrigen Fällen bestand ein Zusammenhang mit der *F. Sylvii*, mit der *F. coronalis* und *F. suprasylvia*.

b) *F. postica*. Sie war 6mal normal, 7mal anastomosirte sie mit der *F. Sylvii*.

4) *F. suprasylvia*. Sie war in 3 Fällen normal. In den übrigen Fällen verhielt sie sich atypisch, theils durch die Verbindung mit der *F. ansata*, *F. coronalis* und *F. ectolateralis*, theils dass das vordere Ende, *Fissura x* (Fig. 3 u. 6), abgelöst war (7mal), wobei dasselbe 2mal mit der *F. anterior* verbunden war (Fig. 6).

5) *F. ectolateralis*. Dieselbe war 5mal isolirt. 3mal war sie mit der *F. lateralis* verbunden, je 1mal mit der *F. rhinalis* und der *F. suprasylvia* und 3mal zugleich mit der *F. lateralis* und *F. suprasylvia*.

6) *F. medilateralis*. Dieselbe war 11mal normal durch die Verbindung mit der *F. lateralis*. Getrennt von dieser war sie 2mal.

7) *F. lateralis* stand in 10 Fällen mit der *F. ansata* in Verbindung, wobei sie gleichzeitig 4mal noch mit der *F. ectolateralis* zusammenhing. 3mal war sie von der *F. ansata* getrennt, statt dessen war sie 2mal mit der *F. ectolateralis* vereinigt.

8) *F. ansata* verband 10mal die *F. lateralis* mit der *F. coronalis*. In 3 Fällen war sie mit der *F. coronalis* allein vereinigt.

9) *F. coronalis*. Dieselbe stand in 10 Fällen durch die *F. ansata* mit der *F. lateralis* in Verbindung, darunter 1 mal gleichzeitig noch mit der *F. suprasylvia* und 1 mal mit der *F. cruciata*. In den 3 übrigen Fällen war sie sammt der *F. ansata* von der *F. lateralis* losgelöst, wobei sie 1 mal mit der *F. praesylvia* und *F. anterior* und ein weiteres Mal mit der *F. suprasylvia* verbunden war.

10) *F. cruciata* war 12 mal normal, 1 mal mündete sie in die *F. coronalis* ein.

Es variirten demnach:

1) <i>F. suprasylvia</i>	in 10 Fällen
2) <i>F. Sylvii</i>	„ 9 „
3) <i>F. ectolateralis</i>	„ 8 „
4) <i>F. lateralis</i>	„ 7 „
5) <i>F. postica</i>	„ 7 „
6) <i>F. anterior</i>	„ 6 „
7) <i>F. coronalis</i>	„ 5 „
8) <i>F. praesylvia</i>	„ 4 „
9) <i>F. ansata</i>	„ 3 „
10) <i>F. medilateralis</i>	„ 2 „
11) <i>F. cruciata</i>	„ 1 Fall.

Ist nun das Variiren der Furchen am Hundehirn nur als individuelle Abweichung und Rasseeigenthümlichkeit aufzufassen, oder ist diesen Bildungen auch noch in anderer Beziehung eine Bedeutung beizulegen?

ROGNER (19), welcher das Variiren der Furchen bei *Lepus*, *Ovis* und *Sus* beschrieben hat, hält die Furchenvariationen auf Grund seiner Befunde für mehr als individuelle Bildungen, und zwar ist er der Ansicht, dass dieselben Uebergänge einer Form in die andere vermitteln.

Es war für mich daher von Interesse, zu untersuchen, ob und in wie weit sich diese Theorie an den Furchenvariationen des Hundehirns durch Vergleichung desselben mit der Oberfläche eines andern Carnivorenhirns als richtig erweist. Als Vergleichsobject wählte ich hierzu das Felidenhirn, da dasselbe von allen übrigen Carnivoren mit dem Hundehirn in der Anordnung der Furchen noch die meiste Aehnlichkeit besitzt.

Ich konnte hierbei feststellen:

1) *F. anterior* und *F. postica* sind, wie bekannt, bei *Canis* (Fig. 3) in der Regel durch ein Mittelstück verbunden, was bei *Felis* (Fig. 8) nicht der Fall ist. Als Variante findet sich jedoch auch ein Getrenntsein beider Furchen am Hundehirn (Fig. 4), während ich umgekehrt

das Verbundensein ausnahmsweise bei *Felis* (Fig. 7) beobachten konnte.

2) Bei *Felis* ist das vordere Ende = Fissura x der F. suprasylvia gewöhnlich losgelöst, entweder freiliegend (Fig. 8) oder mit der F. anterior verbunden (Fig. 7), beim Hund nicht (Fig. 5). Doch kommt als Variation das gleiche Verhalten der genannten Furche auch beim Hund vor (Fig. 3 u. 6).

Was die übrigen Furchen hingegen anbetrifft, so liess sich an ihren Variirungen nicht feststellen, dass sie Uebergänge zwischen Hunde- und Katzenshirn vermitteln.

Aus dem oben Gesagten ergibt sich demnach:

1) Die Furchen am Hundehirn variiren sämmtlich, und zwar geschieht dies mit verschiedener Häufigkeit. Noch als constant zu nennen sind: F. cruciata, F. medilateralis, F. ansata, F. praesylvia, F. coronalis und F. anterior, während F. suprasylvia, F. Sylvii, F. ectolateralis, F. postica und F. lateralis in der Mehrzahl der untersuchten Fälle sich atypisch verhielten.

2) Die Kenntniss der Furchenvariationen ist für die Aufstellung der Homologien von Wichtigkeit. Es beweist dies die irrige Auslegung, welche bei *Felis* das losgelöste vordere Ende = Fissura x der F. suprasylvia (Fig. 7 u. 8) als F. diagonalis seitens der Autoren erfahren hat.

3) Die Theorie ROGNER'S (19), dass das Variiren der Furchen Uebergänge einer Form in die andere vermittele, erweist sich nicht für alle Furchenvariationen als zutreffend. Dieselben haben vielfach nur die Bedeutung von rein individuellen Bildungen.

2. *Felidae*.

Gleich dem Canidengehirn ist auch das Gehirn der Feliden recht häufig beschrieben worden.

LEURET (1) fasst die Feliden mit den Hyäniden in der 4. Gruppe zusammen. Ausser den 6 Fundamentalwindungen rechnet er der Gruppe zum Unterschied von den Caniden noch 3 weitere Ergänzungswindungen zu, von denen die eine die 1. und 2. Windung, die beiden andern die 3. und 4., bezw. 4. und innere Windung mit einander verbinden. Die Beschreibung trifft wohl für die Feliden, nicht aber für die Hyäniden zu.

Auf die gleiche Weise beschreiben HUSCHKE (2), DARESTE (3) und GERVAIS (4) das Felidenhirn, während FLOWER (5) abweichend hiervon demselben nur 3 Bogenwindungen zuerkennen will, indem er

von der falschen Annahme ausgeht, dass der Raum, welchen die beiden untern Windungen einnehmen, jenem der ersten Bogenfurche der Caniden entspreche und nur zum Unterschied von diesen vor und hinter der *F. Sylvii* durch eine Furche getheilt sei. OWEN (6) giebt auf einer Zeichnung vom Katzensgehirn (fig. 91, 83) die homologen Furchen zwischen diesem und dem Canidenhirn richtig an, die *F. praesylvia* lässt er jedoch weg, die *F. medilateralis* ist wohl beschrieben, aber nicht bezeichnet.

Mit OWEN (6) übereinstimmend beschreibt WILDER (7) das Felidenhirn, die *F. confinis* hält er jedoch irrthümlicher Weise für die Verlängerung der *F. medilateralis*.

MEYNERT (10) bringt auf der Abbildung eines Löwenhirns (fig. 17) die Furchenverhältnisse im Allgemeinen richtig zur Darstellung; über die *F. praesylvia* und *F. coronalis* besitzt er noch die bereits früher angeführte falsche Ansicht.

PANSCH (9) und KRUEG (15) sind sich über die Homologien des Felidenhirns vollständig einig, wobei der letztere in seiner Beschreibung wieder viel eingehender ist und dieselbe durch eine grosse Zahl von Hirnabbildungen verschiedener Felidenspecies unterstützt.

MIVART (13) widmet dem Felidenhirn nur eine ganz kurze Besprechung, wobei er richtig angiebt, dass dasselbe gleichfalls 4 Windungen habe, von denen die beiden untern jedoch nur unvollständig von einander getrennt seien.

Eine weitere, auf das Felidenhirn bezügliche Arbeit FAMILIANT'S (17) sei nur beiläufig erwähnt. Sie hat für unsere Zwecke nur wenig Bedeutung, da die Furchen, in deren Benennung sich die Verfasserin übrigens genau an KRUEG (15) anschliesst, hierbei nur nebensächlich behandelt worden sind.

TURNER (12), welcher Windungen und Furchen zusammen beschreibt, rechnet der Katze 3 Bogenwindungen zu; dieselben sind von unten nach oben: Sylvian, suprasylvian und marginal und werden durch zwei Bogenfurchen „suprasylvian“ und „lateral“ von einander getrennt. Abgesehen davon, dass er die unmittelbar vor und hinter der *F. Sylvii* gelegenen Furchen gar nicht bezeichnet hat, ist er sich auch in der Benennung der mittlern Bogenfurche nicht consequent geblieben, so dass die Homologie zwischen dieser und der am Canidenhirn unrichtig geworden ist.

Die folgende Beschreibung des Felidenhirns lehnt sich im Wesentlichen an die Arbeiten von PANSCH (9) und KRUEG (15) an, beruht

jedoch immerhin auf eigenen Untersuchungen, zu welchen das verfügbare Material reichlich Gelegenheit bot.

A. Grenzfurchen s. Caniden.

B. Haupt- und Nebenfurchen (Fig. 9—16).

1) F. Sylvii. Sie stellt eine einfache, nach vorn schwach concave Furche von mässiger Länge dar, welche aus der Vereinigung der F. rhinalis mit der F. rhinalis posterior entspringt und schräg nach oben und hinten verläuft.

2) F. praesylvia. Sie entsteht ziemlich weit vorn aus der F. rhinalis und reicht mit ihrem vordern Ende bis auf die Spitze des Gehirns; im Allgemeinen ist sie nicht so beträchtlich entwickelt wie bei den Caniden.

Die Bogenfurchen.

3) Die erste Bogenfurche. Sie entspricht wegen des fehlenden Scheitelstückes nur zum Theil jener der Caniden. Von den beiden übrig gebliebenen Schenkeln verläuft

a) der vordere, F. anterior, mit der F. Sylvii nahezu parallel und sendet von seinem obern Drittel oft einen kurzen Seitenast nach rück- und abwärts.

b) Der hintere Schenkel, F. postica, ist mit der F. suprasylvia posterior so ziemlich gleich gerichtet und schickt häufig aus seinem obern Ende einen hakenförmig gekrümmten Fortsatz nach der F. anterior, ohne sich jedoch mit dieser zu verbinden. Nur in einem Falle (*Felis leop.*, Fig. 7) machte ich die interessante und wohl vereinzelt dastehende Beobachtung, dass es zu einer vollständigen Verbindung zwischen F. anterior und F. postica kam.

4) Die zweite Bogenfurche, F. suprasylvia. Sie besitzt noch vollständig den Bogencharakter, weshalb man, wie bei den Caniden, ein Mittelstück und die beiden Schenkel unterscheiden kann.

Der hintere Schenkel, F. suprasylvia posterior, ist ziemlich lang, steil nach oben gerichtet und immer mit dem parallel zur F. lateralis verlaufenden Mittelstück verbunden.

Der vordere, ebenfalls immer mit dem Mittelstück verbundene Schenkel ist in der Regel viel kürzer als bei den Caniden und hakenförmig gekrümmt.

Unterhalb davon sieht man gewöhnlich eine Furche von wechselnder Grösse liegen, zuweilen isolirt wie bei *Felis catus dom.* (Fig. 10),

zuweilen auch mit der F. anterior verbunden, wie beispielsweise bei *Felis concolor* (Fig. 16).

KRUEG (15) fasst dieselbe als besondere Furche auf und homologisirt sie mit der F. diagonalis der Ungulaten.

Derselben Ansicht sind auch FAMILIANT (17) und MARTIN (20).

Da jedoch letztere Furche als das Homologon der F. anterior der Carnivoren angesehen werden muss, so ist die Annahme der genannten Autoren von vornherein unrichtig¹).

Es fragt sich nun, als was können wir die strittige Furche auffassen. Bezüglich der Beantwortung dieser Frage glaube ich auf weitläufige Auseinandersetzungen verzichten zu können, da ich meinen Standpunkt bei der Besprechung der Caniden bereits genügend klar gelegt habe. Ich will daher nur kurz wiederholen, dass wir es in dem vorliegenden Fall durchaus nicht mit einer phylogenetisch selbstständigen Furche, sondern mit dem abgesprengten Stück des vordern Schenkels der F. suprasylvia zu thun haben. Zuweilen kann die Absprengung sehr beträchtlich sein, so dass die F. suprasylvia stark verkürzt erscheint. Einen solchen Fall beschreibt PANSCH (9, tab. 15, fig. 29), ohne hierbei jedoch eine bestimmte Erklärung über die Ursache der Verkürzung zu geben.

1) Die Bezeichnung F. diagonalis, welche KRUEG (14) in seiner Beschreibung des Ungulatenhirns für die quer vor der F. Sylvii gelegene Furche eingeführt hat und die auch von den neuern Autoren ELLENBERGER (21), MARTIN (20) und ROGNER (19) beibehalten worden ist, halte ich für durchaus unzutreffend. Betrachtet man genau den Verlauf der F. diagonalis beiläufig am Schafhirn, so ist diese Furche Anfangs schräg gegen die F. Sylvii gerichtet, biegt sodann, was namentlich an embryonalen Gehirnen mittlern Stadiums schön zu sehen ist, an dieser in die Höhe, um schliesslich in dieselbe einzumünden. Die strittige Furche befindet sich also zum grössten Theil zwischen F. Sylvii und dem vordern Theil der F. suprasylvia.

Da nun die F. anterior der Carnivoren etwa die gleiche Lage einnimmt, so muss auf Grund der gleichen Lagerungsbeziehung, und dies ist doch das einzige Mittel zur Homologisirung, die F. diagonalis der Ungulaten als homolog der F. anterior erachtet werden. Dass diese Furche bei den Ungulaten mehr horizontal verläuft, während sie bei den Carnivoren nahezu vertical gestellt ist, spricht keineswegs gegen die Richtigkeit meiner Auffassung. Wir finden die gleichen Verhältnisse auch bei der F. postica bestehen, wie bekanntlich überhaupt die für das Carnivorenhirn so charakteristische Bogenform der Furchen dem Ungulatenhirn zum grossen Theil verloren gegangen ist und an ihrer Stelle eine mehr oder weniger gestreckte Furchenrichtung Platz gegriffen hat.

Zu Gunsten meiner Auffassung sei übrigens noch angeführt, dass ausser den früher genannten Fällen kein Gehirn der übrigen Carnivoren eine Furche wie die eben besprochene besitzt, dafür aber immer der vordere Schenkel der F. suprasylvia weit nach unten reicht.

5) Die dritte oder obere Bogenfurche. Sie besteht wie bei den Caniden aus der F. medilateralis + F. lateralis + F. ansata + F. coronalis.

a) Die F. medilateralis ist mit einigen Ausnahmen mit der F. lateralis verbunden. Sie ist gut entwickelt und verläuft mit dem Rande des Hinterhauptsflappens so ziemlich parallel. An sie schliesst sich

b) die zum Medianspalt gleich gerichtete F. lateralis an, welche immer mit

c) der zweiästigen F. ansata in Verbindung steht.

d) Die F. coronalis bildet einen nach vorn offenen Bogen, der zum vordern Schenkel der F. suprasylvia parallel nach abwärts verläuft; in der Regel ist sie mit der F. ansata verbunden. Nur am Gehirn von *Felis caracal* (Fig. 14) sah ich sie von dieser getrennt und statt concav leicht convex nach vorn gebogen.

6) Die F. confinis fehlt auf den Gehirnen von *Felis dom.* und *Felis caracal* (Fig. 9, 13); auf den Hirnen von *Felis leo* und *Felis concolor* (Fig. 11, 15) ist sie dagegen sehr gut entwickelt und bei letzterem ausserdem mit der F. medilateralis verbunden.

7) F. cruciata. Sie ist in der Regel gut ausgebildet und für das Felidenhirn dadurch charakteristisch, dass sie von der F. splenialis getrennt und ziemlich weit an die Spitze des Gehirns vorgelagert ist. Letzterer Umstand erklärt es auch, warum im Gegensatz zu dem regelmässigen Vorkommen der F. posterucrata die F. praecrucrata und F. prorea fast immer fehlen.

8) Die F. olfactoria liegt wie bei den Caniden in einer Grube unter dem Lobus olfactorius verborgen.

3. *Hyaenidae.*

Von den ältern Autoren beschreiben LEURET (1) und GERVAIS (4) die Hyänen, wie vorerwähnt, unrichtiger Weise mit den Feliden zusammen, wobei jedoch letzterer einigermaassen der Eigenthümlichkeit des Hyänenhirns Rechnung trägt, indem er hierüber sagt, dass der vordere Theil der ersten Windung fehle.

In gleicher Weise äussern sich DARESTE (3) und FLOWER (5).

Bei WILDER (7) sind zum ersten Mal auch die Furchen des

Hyänidenhirns berücksichtigt und in ihren Homologien für jene Zeit recht gut beschrieben.

Unter den neuern Arbeiten über das Hyänidenhirn finden sich solche bei PANSCH (9) und KRUEG (15). Von diesen hat jedoch nur PANSCH (9) das Gehirn einer Hyäne, *H. striata*, selbst untersuchen können, während KRUEG (15) für seine Zwecke ausschliesslich auf die Zeichnungen der ältern Abhandlungen von GERVAIS, DARESTE, FLOWER und WILDER angewiesen war. Im Grossen und Ganzen stimmen die beiden genannten Autoren in der Deutung der einzelnen Furchen überein, nur in Bezug auf den vordern Schenkel der untern Bogenfurchen ist PANSCH (9) anderer Ansicht als KRUEG (15). Ich werde auf diesen Punkt, der mir von besonderer Wichtigkeit zu sein scheint, später noch genauer eingehen.

Nur ganz kurz und unbestimmt drückt sich MIVART (13) über das Hyänidenhirn aus. Während er früher „first“ und „second“ Sylvian gyrus wohl aus einander hält, spricht er hier inconsequent von dem „Sylvian gyrus“, dessen hinterer Theil senkrecht gefurcht sei und die doppelte Breite als der vordere Theil habe.

An Material stand mir für meine Beschreibung ausser der erwähnten Literatur noch ein Gehirn von *Hyaena striata* zu Gebote.

Hiernach lässt sich der Furchentypus der Hyäniden folgendermaassen angeben:

A. Grenzfurchen s. Caniden.

B. Haupt- und Nebenfurchen (Fig. 17, 18).

1) F. Sylvii. Dieselbe entspringt auch hier aus der Vereinigung der F. rhinalis und F. rhinalis posterior und reicht, schräg rückwärts gerichtet, ziemlich weit nach oben. Etwa von der Mitte ihres hintern Randes sendet sie häufig eine kurze Furchen nach abwärts.

2) Die F. praesylvia entsteht ungefähr in der Mitte zwischen dem Beginn der F. Sylvii und F. olfactoria. Sie ist gut entwickelt und reicht mit ihrem obern Ende bis in den von der F. cruciata mit dem Medianspalt gebildeten Winkel.

Die Bogenfurchen.

3) Die erste Bogenfurchen.

a) Während KRUEG (15) angiebt, dass bei den Hyäniden der vordere Schenkel, F. anterior, vollständig fehle, ist diese Furchen nach PANSCH (9) zum Theil noch vorhanden und zwar im Innern der F. Sylvii.

Nach meinen Beobachtungen kann ich die letztere Angabe bestätigen, wobei ich jedoch gegenüber den unklaren Ausführungen von PANSCH (9) hervorheben möchte, dass ich als den Rest der F. anterior diejenige Furche auffasse, welche, etwa von der Mitte des vordern Randes der F. Sylvii beginnend, sich innerhalb dieser in einem nach hinten convexen Bogen nach oben erstreckt und auf die Aussenfläche kurz einschneidet (s. Fig. 18). Letztern Umstand, der von PANSCH (9) ganz übersehen worden ist, möchte ich als besonders beweiskräftig für die richtige Deutung der Furche anführen. Das eben beschriebene Verhalten der F. anterior ist in so fern noch von weiterm Interesse, als hierdurch das Gehirn der Hyäniden zu einer wichtigen Uebergangsform zwischen Feliden einerseits und Viverriden andererseits wird.

b) Der hintere Schenkel, F. postica, ist deutlich ausgebildet. Sie liegt gerade in der Mitte zwischen der F. Sylvii und der F. suprasylvia posterior und ist zu beiden gleich gerichtet.

4) Die zweite Bogenfurche, F. suprasylvia.

Der hintere Schenkel, F. suprasylvia posterior, verläuft zur F. postica parallel und bildet mit dem schräg nach oben gerichteten Mittelstück wie bei den Caniden ein C.

Der vordere Schenkel ist lang und nach der F. Sylvii zu stark eingebogen. Eine Lostrennung des untern Endes dieses Schenkels, wie es am Felidenhirn die Regel ist, konnte ich an keinem der Gehirne constatiren. Uebereinstimmend hiermit giebt denn auch KRUEG (15) an, dass bei den Hyäniden eine F. diagonalis fehlt.

5) Die dritte Bogenfurche.

a) F. medilateralis. Dieselbe ist von jener der vorher beschriebenen Carnivorenhirne wesentlich verschieden. Sie ist nämlich hier durch einen breiten Zwischenraum von der F. lateralis getrennt (Fig. 18), verläuft zum grossen Theil auf der hintern medianen Fläche und verbindet sich unten mit der F. rhinalis posterior. Dieses interessante Verhalten, welches ich noch nirgends in der Literatur beschrieben vorfand, dürfte nach meiner Ansicht mit der eigenthümlichen Form des Hyänidenhirns in Zusammenhang stehen, dessen hinterer, stark nach vorn zu abgeschrägter Theil für die Entfaltung der F. medilateralis offenbar keinen genügenden Platz auf der äussern Fläche frei lässt.

b) F. lateralis. Sie verläuft mit dem Mittelstück der F. suprasylvia nahezu parallel und reicht bis an den hintern Hemisphärenrand. Das hintere Ende derselben wird von KRUEG (15) irrthümlicher Weise

als F. medilateralis aufgefasst. Das vordere Ende sendet aus der Verbindungsstelle mit der F. coronalis nach oben

c) die kurze F. ansata ab.

d) F. coronalis. Sie steht unmittelbar mit der F. lateralis in Verbindung, ist ähnlich entwickelt wie bei den Caniden und verläuft mit dem vordern Schenkel der F. suprasylvia nahezu parallel.

Die im hintern Drittel der dorsalen Fläche zwischen F. lateralis und dem Medianspalt gelegene seichte Furche dürfte als F. confinis aufzufassen sein.

6) F. cruciata. Sie entspringt aus der F. splenialis, liegt etwa an der Grenze des vordern und mittlern Drittels der Gehirnoberfläche und entspricht auch hinsichtlich der Stärke der Entwicklung jener am Canidenhirn. Hinter derselben ist ziemlich regelmässig die dreieckige F. posteruciata vorhanden.

Eine F. praecrucata und F. prorea weist mein Präparat nicht auf; die beiden Furchen scheinen überhaupt ziemlich selten vorzukommen, wenigstens fand ich sie nur auf einem Gehirn bei KRUEG (15) abgebildet.

Hingegen besitzt mein Gehirnpräparat eine deutliche F. olfactoria, die ich wieder auf den Zeichnungen der Autoren, mit Ausnahme der von PANSCH (9), nicht eingetragen fand.

4. *Viverridae*.

Von allen Familien der Carnivoren liegen über jene der Viverriden hinsichtlich der Furchenverhältnisse noch am wenigsten genaue Angaben in der Literatur vor.

Die ältern Autoren LEURET (1), DARESTE (3) und GERVAIS (4) sind der Ansicht, dass das Viverridenhirn der Hauptsache nach mit dem Caniden- und Felidenhirn übereinstimmt.

Von diesen unterscheidet LEURET (1) einerseits zwischen „Genette“ und „Civette“, welche er zur 5. Gruppe zählt, und anderseits den „Ichneumons“, für die er eine besondere 6. Gruppe bildet, während GERVAIS (4) und DARESTE (3) die Viverriden unter einer Gruppe besprechen.

Die Beschreibung, welche PANSCH (9) über ein Gehirn von *Genetta tigrina* und *Herpestes fasciatus* bringt, ist gleichfalls nur eine dürftige und mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen. Hiernach hat *Genetta* nur zwei Bogenfurchen und zwar unter vollständigem Ausfall der untern, was in directem Widerspruch mit den Angaben der übrigen Autoren steht. Eine F. cruciata soll ganz fehlen. Weiter

sagt er von dem Gehirn von *Herpestes* aus, dass es drei Bogenfurchen habe, von denen die untere wie bei den Feliden des Mittelstückes entbehre, was, wie ich später nachweisen werde, ebenfalls unzutreffend ist.

KRUEG (15) ist etwas ausführlicher in seiner Darstellung. Da er aber in der Hauptsache auf fremde Zeichnungen angewiesen ist, so kann er, wie er selbst sagt, auch nur unbestimmte Angaben machen. Gleich LEURET sieht er am Gehirn der Viverriden zwei verschiedene Furchentypen, dem entsprechend er 2 Gruppen aufstellt. Zur Gruppe I rechnet er *Viverra*, *Genetta* und *Paradoxurus*, zur Gruppe II *Herpestes* und *Suricata*.

Ausserdem findet sich noch bei MIVART (13) eine Beschreibung des Viverrenhirns, die jedoch nur einen bedingten Werth hat, da hierbei ausschliesslich auf die Zeichnungen von LEURET, GERVAIS und KRUEG Bezug genommen ist. Hinsichtlich *Genetta* und Verwandte sind die Verhältnisse wie bei KRUEG angegeben, während die Beschreibung von *Herpestes* und *Suricata* nicht unwesentlich hiervon abweicht, und zwar, wie anzunehmen ist, auf Grund einer irrigen Auslegung der fremden Zeichnungen. So sagt MIVART (13) über das bei KRUEG abgebildete Gehirn von *Suricata* wörtlich: „*Suricata* hat ein Gehirn, welches wegen des grossen Umfangs jenes Theils des Sylvischen Gyrus, welcher hinter der F. Sylvii liegt, bemerkenswerth ist. Die letztere Furche hat den Anschein, als ob sie nach oben verlängert wäre und sich dann plötzlich stark rückwärts und abwärts krümmte und jenen Theil des Sylvischen Gyrus erzeugte, welcher morphologisch hinter der Furche liegt, in der That sich vor ihrem distalen Ende befindet. Hinter diesem augenscheinlich rückwärts gekrümmten Ende liegt eine senkrechte Grube in der Mitte des Sylvischen Gyrus, welcher so insgesamt hinten ausserordentlich breit ist.“

Vergleicht man diese Ausführungen mit der Zeichnung bei KRUEG (15), so ist von MIVART (13) die als F. Sylvii beschriebene Furche mit der F. anterior und F. postica verwechselt worden, während die sogenannte „Grube“ der F. suprasylvia posterior und nicht, wie angenommen zu sein scheint, der F. anterior entspricht.

Leider stand mir für die von KRUEG (15) zur Gruppe I gerechneten Viverrenspecies kein Hirnmaterial zur Verfügung, so dass ich mich auf dessen Beschreibung, die mir gegenüber jener der andern Autoren noch am zuverlässigsten erschien, stützen muss. Hiernach ist der Furchentypus der Gruppe I (s. Fig. 23) etwa folgender:

Die F. rhinalis ist immer mit der F. rhinalis posterior verbunden.

Aus der Verbindungsstelle beider Furchen entspringt eine lange F. Sylvii. Nahezu parallel zu dieser verläuft die F. postica; F. anterior fehlt vollständig. Die F. praesylvia ist gut entwickelt. Die F. suprasylvia ist vorn stark gekrümmt, ihr hinterer Schenkel zur F. Sylvii nahezu gleich gerichtet. Die obere Bogenfurchen besitzt die charakteristischen Theile der F. lateralis, F. ansata und F. coronalis. Die F. medialis ist kurz, zuweilen mit der F. lateralis, häufiger jedoch mit der F. confinis verbunden. Die F. cruciata ist schwach entwickelt und schneidet den Medianrand nur wenig ein.

Für die Gruppe II bringt KRUEG (15) Gehirnabbildungen von *Paradoxurus bondar*, *Herpestes fasciatus*, *H. ichneumon*, *H. griseus*, *H. paludosus* und *Suricata tetradactyla*. Von diesen hat er jedoch nur das Gehirn von *H. ichneumon* selbst untersucht und gezeichnet. Er führt übereinstimmend mit PANSCH (9) als kurze Charakteristik dieser Gruppe und wesentliche Unterscheidungsmerkmale von der Gruppe I an: „Sowohl F. anterior als F. postica vorhanden, aber nur ganz ausnahmsweise beide verbunden.“

Ausserdem macht er die einigermaassen befremdende Angabe, dass die F. Sylvii dieser Gruppe entweder ganz fehle oder höchstens nur kurz sei.

Zum Glück konnte ich wenigstens bei dieser Gruppe eigenes Material zu meiner Beschreibung und vor allem auch zur Prüfung der vorstehenden Ausführungen verwenden. Dasselbe bestand aus einem Gehirn von *Herpestes ichneumon* und einem solchen von *H. fasciatus*, wovon namentlich ersteres eine tadellose Beschaffenheit zeigte.

Hiernach sind die Furchenverhältnisse bei *Herpestes* im Wesentlichen folgende:

A. Grenzfurchen s. Caniden.

B. Haupt- und Nebenfurchen (Fig. 19—22).

1) F. Sylvii. Dieselbe ist eine scharf ausgeprägte Furchen, welche, wie bei allen übrigen Carnivoren, aus der Verbindungsstelle der F. rhinalis und der F. rhinalis posterior entspringt. Sie reicht weit auf die laterale Fläche hinauf.

2) F. praesylvia ist, wie auch die KRUEG'schen Abbildungen richtig zeigen, nicht vorhanden. Es hängt dies offenbar mit der schmalen, nur wenig Raum zur Entwicklung gewährenden Form des Vorderlappens zusammen.

3) Die erste Bogenfurchen.

Von dieser ist als Rest nur die F. postica erhalten geblieben. F. anterior fehlt dagegen, wie ich ausdrücklich bemerken will, vollständig.

4) Die zweite Bogenfurche, F. suprasylvia, stellt eine nur schwach gekrümmte Furche dar, welche eine deutliche Differenzirung in ein Mittelstück und zwei Schenkel nicht erkennen lässt. Nur links bei *H. ichneumon* (Fig. 19 u. 20) ist der hintere Schenkel scharf ausgeprägt.

5) Die dritte Bogenfurche.

a) F. medilateralis. Sie ist gut entwickelt und verläuft zum hintern Hemisphärenrand nahezu parallel. Bei *H. ichneumon* ist sie von der F. lateralis getrennt und dafür mit der F. confinis verbunden. (Fig. 19 u. 20).

b) F. lateralis, sie ist zum Medianspalt gleich gerichtet und trägt an ihrem vordern Ende:

c) die deutlich ausgebildete F. ansata.

d) F. coronalis, sie ist kurz und bei *H. fasciatus* (Fig. 22) von der F. lateralis getrennt.

6) F. confinis ist nur bei *H. ichneumon* vorhanden und geht hier, wie schon bemerkt, in die F. medilateralis über.

7) F. cruciata. Sie liegt weit nach vorn und ist verhältnissmässig gut entwickelt.

F. posteruciata, F. praecrucata und F. prorea fehlen.

8) F. olfactoria ist ganz vom Bulbus olf. überdeckt.

Aus dem eben Gesagten ergeben sich für die Gattung *Herpestes* als wesentliche Abweichungen von der KRUEG'schen und theilweise PANSCH'schen Darstellung:

a) das Vorhandensein einer langen F. Sylvii,

b) das Fehlen der F. anterior.

Da hiernach die von KRUEG (15) zwischen *Herpestes* und *Genetta* aufgestellten Unterscheidungsmerkmale sich als nichtig erweisen, so ist die Familie der Viverriden hinsichtlich ihres Furchentypus als einheitliche Gruppe aufzufassen.

5. *Mustelidae.*

Die frühern Arbeiten, welche sich mit der Gehirnoberfläche der Musteliden beschäftigen, enthalten hierüber fast sämmtlich eine irrige Anschauung, insbesondere über die beiden um die F. Sylvii gelegenen Bogenfurchen.

Bei LEURET (1), DARESTE (3) und GERVAIS (4) finden sich die

Verhältnisse so dargestellt, dass die dem Fuchs entsprechende 3. und 4. Windung zu einer verschmolzen, also die obere Bogenfurche verloren gegangen sei, während in Wirklichkeit die untere über der F. Sylvii gelegene Bogenfurche in Wegfall gekommen ist.

OWEN (6), welcher ein Gehirn von *Putorius* (fig. 87) in der Ansicht von oben abgebildet hat, beschreibt irriger Weise die F. suprasylvia als F. Sylvii, ebenso falsch den vordern Schenkel der obern Bogenfurche (F. coronalis) als „f. supersylvian“, während der mittlere Theil derselben richtig als F. lateralis gedeutet ist.

WILDER (7) ist sich ebenfalls nicht klar über die Homologien der beiden Bogenfurchen; er weiss nicht recht, ob er die über der F. Sylvii gelegene Furche als „f. ectosylvian“ oder „f. supersylvian“, die nächst folgende Bogenfurche als „f. supersylvian“ oder „f. lateral“ deuten soll.

MEYNERT (10) bezeichnet auf der Abbildung eines Marderhirns (fig. 6) die beiden Bogenfurchen von unten nach oben als den I. und II. Scheitelbogen des Fuchses, verfällt also hinsichtlich der Homologien dieser Furchen in den gleichen Fehler wie LEURET (1) und seine Nachfolger.

Der Erste, welcher eine der jetzigen Anschauung einigermaassen entsprechende Beschreibung über das Mustelidenhirn bringt, ist PANSCH (9).

Zur Darstellung gelangten bei ihm Gehirne von *Mustela* und *Lutra*. Ueber das Gehirn der erstern Gattung äussert er sich zwar nur kurz, bezeichnet aber die unmittelbar über der F. Sylvii gelegene Bogenfurche richtig als „laterale Hauptfurche“, die nächst folgende als „obere longitudinale Hauptfurche“ + „hintere laterale Hauptfurche“.

Auf dieselbe Weise werden von ihm die beiden Bogenfurchen am Gehirn von *Lutra* gedeutet. Hierbei sieht er als den vordern Theil seiner „obern Hauptfurche“ von den beiden in Betracht kommenden Furchen die medianwärts gerichtete an.

KRUEG (15), welcher einige Hirne von *Mustela*, ferner ein Hirn von *Meles* und *Lutra* abgebildet hat, giebt hierüber eine etwas eingehendere Beschreibung als PANSCH (9), stimmt im Uebrigen jedoch hinsichtlich der Homologien der über der F. Sylvii gelegenen Bogenfurchen mit ihm vollständig überein. Auch die obere Bogenfurche am Gehirn von *Lutra* wird in ihrem vordern Verlauf genau so beschrieben, wie es PANSCH (9) gethan.

In der neuesten Literatur ist das Mustelidenhirn noch bei MIVART (13) und TURNER (12) abgehandelt. Was die uns am meisten interessirenden Verhältnisse über der F. Sylvii anlangt, so beschreibt

MIVART (13) die dort gelegenen Windungen als „sylvian“, „parietal“, und „sagittal“ gyrus, lässt also im Zweifel darüber, ob die F. ectosylvia oder F. suprasylvia ausgefallen ist, während TURNER (12) auf einer Abbildung von *Mustela furo* (fig. 17) die Bogenfurchen von unten nach oben als „f. suprasylvian“ und „f. lateral“ bezeichnet, demnach die untere Bogenfurche im Vergleich mit dem Canidenhirn falsch homologisirt hat.

In der nachfolgenden Beschreibung habe ich mich neben der aufgeführten Literatur wesentlich auf eigene Untersuchungen gestützt, für welche ich an Material verschiedene Hirne der Gattung *Mustela*, 1 Hirn von *Meles*, sowie 3 Hirne von *Lutra* verwenden konnte.

Obwohl die Gehirne dieser Gattungen hinsichtlich einzelner Furchen stark von einander abweichen, so wäre nur an der Hand eines vollständigen Materials eine Classification hiernach möglich.

Ich muss mich daher auf eine allgemeine Beschreibung der Furchen beschränken, wobei ich gelegentlich den einzelnen Verschiedenheiten Rechnung tragen werde.

A. Grenzfurchen s. Caniden.

B. Haupt- und Nebenfurchen (Fig. 24—31).

1) F. Sylvii. Sie entspringt aus der Vereinigung der F. rhinalis und F. rhinalis posterior und verläuft in mässiger Länge schräg nach hinten.

Bei *Lutra* fällt sie durch ihre starke Neigung gegen den untern und hintern Hemisphärenrand auf.

2) F. praesylvia. Sie nimmt etwa aus der Mitte der F. rhinalis ihren Ursprung und umzieht halbkreisförmig die beiden Bogenfurchen und das Ende der F. cruciata.

Bei *Meles* und *Lutra* steht sie mit der F. prorea in Verbindung.

Die Bogenfurchen.

Von diesen fehlt die erste vollständig.

Nach KRUEG (15) gewinnt es den Anschein, als ob bei den Arctoiden die ganze von der F. suprasylvia eingeschlossene Gegend gleichsam in den Spalt der F. Sylvii hineingezogen sei. Diese Auffassung ist mit den thatsächlichen Verhältnissen der Furchenlagerung am Mustelidenhirn und, wie wir später sehen werden, auch am Ursidenhirn sehr gut in Einklang zu bringen, wenn man sich vorstellt, dass die Hirnrinde mit ihrer nach aussen gerichteten mächtigen Entwick-

lung die Furchen so zu sagen mitgenommen hat. Hieraus erklärt sich denn auch die sonst unverständliche Verlagerung von Furchen innerhalb und nahe dem Medianspalt auf die Dorsalfläche, wie dies beispielsweise die *F. cruciata* und *F. confinis* zeigen.

3) Die zweite Bogenfurche, *F. suprasylvia*.

Wegen ihrer unmittelbaren Lage über der *F. Sylvii* wurde sie früher und mitunter auch noch neuerdings (s. TURNER) fälschlicher Weise für die *F. ectosylvia* gehalten, und erst die Untersuchungen von PANSCH (9) und KRUEG (15) haben ihre Homologie festgestellt. Dieselbe gleicht bei *Mustela* noch am meisten jener am Canidenhirn, während sie bei *Meles* und noch mehr bei *Lutra* sich abweichend vom allgemeinen Typus verhält. Ein Scheitelstück besitzt die Furche an dem Gehirn der beiden letztgenannten Gattungen anscheinend überhaupt nicht, indem die beiden Schenkel sich direct unter einem spitzen Winkel vereinigen.

Der vordere hiervon ist gegen den hintern unverhältnissmässig lang und mit seinem mittlern Theil dicht an die *F. Sylvii* herangedrängt.

Der hintere, bedeutend kürzere Schenkel, *F. suprasylvia posterior*, verläuft zuerst mit der *F. Sylvii* parallel und biegt sodann am obern Ende derselben schräg nach vorn. Aus dem Schnittpunkt beider ragt bei *Lutra* ausserdem ein langer Fortsatz nach oben.

4) Die dritte Bogenfurche. Sie entspricht nur mit ihrem mittlern und vordern Theil jener am Canidenhirn, von der sie auch in ihrer Verlaufsrichtung bei *Meles* und besonders bei *Lutra* stark abweicht.

Im Allgemeinen kann man an derselben ein Mittelstück und die beiden Schenkel unterscheiden.

a) Der hintere Schenkel wird hier von der *F. ectolateralis* gebildet. Sie stellt eine lange, parallel zum hintern Hemisphärenrand verlaufende Furche dar, welche für gewöhnlich mit dem Mittelstück verbunden ist. Aus der Vereinigungsstelle entspringt häufig eine kurze, medianwärts gerichtete Kerbe.

b) Das Mittelstück, *F. lateralis*. Sie ist zum Medianspalt ziemlich parallel gerichtet und von auffälliger Kürze. Da, wo sie mit dem vordern Schenkel zusammenstösst, entspringt

c) die gut entwickelte *F. ansata*.

d) Der vordere Schenkel entspricht der *F. coronalis*. Diese ist immer mit der *F. lateralis* verbunden, auch an den Gehirnen von *Lutra*, wie ich gegenüber den gegentheiligen Angaben von PANSCH (9)

und KRUEG (15) hervorheben möchte, und zeichnet sich bei den einzelnen Gattungen durch ihren verschiedenen Verlauf aus.

Während sie sich bei *Mustela* als eine nach vorn flach concave Furche erweist und so jener der vorher beschriebenen Carnivorenhirne noch ziemlich nahe kommt, ist sie bei *Meles* schon wesentlich anders gestaltet. Anfangs direct nach unten und parallel zur F. ectolateralis verlaufend, wendet sie sich etwa auf der Höhe der F. suprasylvia rechtwinklig nach vorn, wo sie bis nahe an die F. praesylvia reicht. Gleich nachdem sie den Winkel gebildet, zweigt aus ihr lateralwärts ein kurzer Seitenast ab. Ich habe dieses bis jetzt noch nicht beschriebene Furchenstück als Fissura y bezeichnet (Fig. 27). Dasselbe scheint mir von besonderer Wichtigkeit zu sein, in so fern es wesentlich das Verständniss für die F. coronalis am Gehirn von *Lutra* erleichtern dürfte. Die letztere Furche besitzt nämlich bei dieser Gattung die Eigenthümlichkeit, sich kurz nach ihrem Beginn in zwei Theile, einen längern medialen und kürzern lateralen, zu spalten (Fig. 25), so dass es sich nicht ohne weiteres sagen lässt, welcher von beiden die Fortsetzung der F. coronalis bedeutet.

PANSCH (9) und KRUEG (15) sehen übereinstimmend hierfür den medialen Furchentheil an, ohne jedoch ihre Ansicht weiter zu begründen. Ich schliesse mich derselben gleichfalls an und kann die Richtigkeit derselben auf Grund der oben erwähnten Verhältnisse bei *Meles* vollauf bestätigen. Bei genauem Vergleich mit diesen sehen wir nämlich, dass der laterale Schenkel, welcher möglicher Weise als F. coronalis in Betracht kommen könnte, nichts weiter als das bei *Meles* mit Fissura y bezeichnete Furchenstück ist, welches bei *Lutra* nur besonders stark entwickelt ist. (Vergl. Fissura y auf Fig. 25 u. 27.)

5) Die F. confinis ist bei *Lutra* und *Meles* eine deutliche, etwas geschlängelte Furche; sie liegt ziemlich weit ab vom Medianspalt, wie dies auch noch bei *Ursus* der Fall ist.

Bei *Mustela* besteht sie aus einzelnen, unzusammenhängenden Theilen und setzt sich nach hinten zu in die F. medilateralis fort.

6) Die F. medilateralis ist bei *Mustela* nur schwach ausgebildet und liegt noch auf der lateralen Fläche, worin ich wieder eine Annäherung an das Canidenhirn erblicke.

Bei *Lutra* und *Meles* befindet sie sich vollständig auf der hintern medianen Fläche, gleicht also jener am Ursidenhirn. Ich möchte dies an der F. medilateralis bemerkte Verhalten gegenüber den Angaben von KRUEG (15) besonders hervorheben. Derselbe hat offenbar über die betreffende Furche eine ganz irrige Auffassung, denn er behauptet,

dass sie nur unbedeutend entwickelt sei und sich nicht auf die mediane Fläche hinüberschlage. Seine weitere Behauptung, dass dieses Verhalten mit zu den Eigenthümlichkeiten gehöre, wodurch sich das Mustelidenhirn von dem Ursidenhirn unterscheide, muss ich daher gleichfalls für unrichtig erklären.

7) Die *F. cruciata* entspringt immer aus der *F. splenialis* und zwar etwa in der Mitte des Medianspalts. Sie besitzt häufig kleine Seitenäste und schneidet weit auf die dorsale Fläche ein, worin eine unverkennbare Aehnlichkeit mit jener am Ursidenhirn besteht.

Vor und hinter der *F. cruciata* liegen gewöhnlich meist gut entwickelte Furcheneindrücke, welche der *F. praecrucciata* und *F. postcruciata* entsprechen. Ebenso ist eine deutliche *F. prorea* immer vorhanden und bei *Meles* und *Lutra* mit der *F. praesylvia* verbunden.

8) Die *F. olfactoria* ist gut entwickelt und liegt mit ihrem obern Ende frei zu Tage. Bei *Meles* erscheint sie sogar gegabelt.

6. *Ursidae*.

Die mannigfachen übereinstimmenden Merkmale zwischen Ursiden- und Mustelidenhirn hinsichtlich ihrer Furchenlagerung sind gelegentlich der Beschreibung dieser Familie bereits mehrfach hervorgehoben worden.

Da auch am Ursidenhirn von den drei Bogenfurchen die erste vollständig fehlt, so ist es erklärlich, dass die ältern Autoren LEURET (1), GERVAIS (4) und WILDER (7) die beiden übrig gebliebenen in derselben irrigen Weise wie bei den Musteliden gedeutet haben.

Abweichend hiervon, jedoch in ebenso falscher Weise fassen MEYNERT (10) und BENEDIKT (18) die Verhältnisse am Bärenhirn auf, indem sie aus einer unbedeutenden Nebenfurche und der *F. cruciata* an demselben mit etwas kühner Phantasie die oberste Bogenfurche der Caniden sich zurecht construiren; ich werde hierauf später noch genauer eingehen.

Erst die Untersuchungen von PANSCH (9) und KRUEG (15) und neuerdings von ZIEHEN (16) haben Klarheit in die Sache getragen und zur Richtigstellung der Homologien der strittigen Furchen geführt.

Auf die theilweise etwas abweichende Stellung, welche PANSCH (9) gegenüber KRUEG (15) und ZIEHEN (16) hinsichtlich der übrigen Furchen einnimmt, werde ich bei der Specialbesprechung derselben des Nähern noch zurückkommen.

Ausser den Genannten findet sich noch bei MIVART (13) das Ursidenhirn kurz dargestellt, und zwar sind hier die Bogenwindungen

genau in der Weise wie am Mustelidenhirn angegeben, ferner noch bei TURNER (12) eine Abbildung von *Ursus maritimus*, auf welcher die unmittelbar über der F. Sylvii gelegene Furche falscher Weise als „f. suprasylvian“, die nächst folgende überhaupt nicht genannt ist.

Für meine Beschreibung habe ich ausser der erwähnten Literatur noch ein Gehirn von *Ursus arctos* benutzen können. Sehr zu Statten kam mir ferner ein Gehirn von *Nasua socialis*, welches mir wegen seiner einfachen Furchenverhältnisse als Controlpräparat diente.

A. Grenzfurchen s. Caniden.

B. Haupt- und Nebenfurchen (Fig. 32—35).

1) F. Sylvii. Sie entspringt auch hier aus der Vereinigungsstelle der F. rhinalis und F. rhinalis posterior und stellt eine lange, leicht nach hinten geneigte Furche dar.

2) F. praesylvia. Dieselbe beginnt etwa aus der Mitte der F. rhinalis und endet oben in der Gegend des vordern Endes der F. cruciata.

Die Bogenfurchen.

Von diesen ist die erste Bogenfurche wie bei den Musteliden von der Gehirnoberfläche vollständig verschwunden. Ueber den Verbleib derselben verweise ich auf das bei der Beschreibung dieser Familie Gesagte. Sie wird gewissermaassen von der

3) zweiten Bogenfurche ersetzt. Diese, F. suprasylvia, liegt direct über der F. Sylvii und hat die Gestalt eines steil gerichteten Bogens mit kurzem Mittelstück, das noch einen Fortsatz nach oben sendet, und zwei zur F. Sylvii nahezu parallel verlaufenden Schenkeln, von denen der vordere dieser sehr nahe liegt.

4) Die folgende über der F. suprasylvia gelegene Furche entspricht der dritten Bogenfurche, jedoch nur zum Theil. Man kann hier ebenfalls ein Mittelstück und zwei Schenkel unterscheiden.

a) Der hintere Schenkel verläuft zur F. Sylvii parallel. Oben trifft er mit der F. lateralis zusammen und theilt diese in einen vordern, den Scheitel der Bogenfurche bildenden und einen hintern, bis nahe zum hintern Hemisphärenrand verlaufenden Theil.

Ueber die Deutung des Schenkels sind die Ansichten getheilt.

PANSCH (9) scheint denselben als F. medilateralis aufzufassen, wenigstens bezeichnet er die gesammte Bogenfurche als seine „obere Hauptfurche“.

Hingegen sieht KRUEG (15) in dem fraglichen Furchenabschnitt

die F. ectolateralis (PANSCH, hintere laterale Furche), eine Ansicht, der ich mich anschliesse, da sie mit den übrigen topographischen Verhältnissen am besten in Einklang zu bringen ist.

b) Das Mittelstück wird von dem vordern Theil der F. lateralis hergestellt. Diese Furche ist zum Medianspalt schräg gerichtet und schickt da, wo sie mit der F. coronalis zusammenstösst,

c) die verhältnissmässig kurze F. ansata ab.

d) Der vordere Schenkel wird von der F. coronalis gebildet. Dieselbe ist stark seitlich vom Medianspalt abgedrängt und verläuft so ziemlich parallel mit dem vordern Schenkel der F. suprasylvia. Ungefähr in der Mitte bildet sie einen kleinen dreieckigen Vorsprung, aus dessen Spitze ein medianwärts gerichteter kurzer Fortsatz entspringt.

Die zwischen der F. ectolateralis und dem hintern Hemisphärenrand gelegenen, kettenartig an einander gereihten Furcheneindrücke fasse ich mit KRUEG (15) als durch die Grösse des Thieres bedingte accessorische Furchen auf; auf dem Gehirn von *Nasua socialis* (Fig. 33) sind sie in der That auch nicht vorhanden.

5) F. medilateralis. Sie fällt, abgesehen von ihrem obern Ende, auf die mediane Fläche, zeigt also dasselbe Verhalten, wie ich es bereits am Gehirn der Hyäniden sowie bei *Lutra* und *Meles* nachweisen konnte. Als Grund für die besondere Lage dieser Furche möchte ich auch hier die eigenartige Gestalt des Bärenhirns geltend machen, dessen stark verkürzter, gleichsam wie abgeschnittener Hinterhauptslappen zur Furchenentwicklung nur wenig Raum lässt.

6) F. confinis. Sie verläuft mit der F. lateralis nahezu parallel und zeichnet sich sowohl durch ihre Länge als auch durch ihre Tiefe aus. Sie findet sich als solche nur bei ZIEHEN (16) angegeben.

MEYNERT (10), welcher sie als F. retrocentralis bezeichnet, homologisirt sie mit der F. lateralis. Ich muss dieser Auffassung jedoch widersprechen, da sie sich mit den übrigen Furchenverhältnissen nicht vereinbaren lässt.

7) F. cruciata. Sie beginnt erst einige Centimeter vom Medianspalt; Anfangs parallel zu ihm gerichtet, biegt sie dann plötzlich rechtwinklig nach hinten ab und verläuft bis auf die untere Hälfte der lateralen Fläche.

KRUEG (15) hat zuerst diese Furche als F. cruciata bezeichnet. Auch MIVART (13), TURNER (12) und ZIEHEN (16) stimmen hiermit überein.

Weniger bestimmt sind dagegen die Angaben von PANSCH (9),

welcher neben dieser noch eine weitere hinter ihr gelegene und die Mantelkante kurz einschneidende Furche als *F. cruciata* beschreibt.

MEYNERT (10) nennt sie *F. centralis* und deutet sie irriger Weise als *F. coronalis*. Der gleichen falschen Ansicht ist auch BENEDIKT (18).

Obwohl zugegeben werden muss, dass die betreffende Furche dadurch von ihrem allgemeinen Typus abweicht, dass sie die Mantelkante nicht einschneidet und weit auf die laterale Gehirnofläche gerückt ist, so muss trotzdem jeder Zweifel schwinden, wenn man dieses Verhalten in Zusammenhang mit der gesamten Hirnrinde bringt, mit deren nach aussen gerichtetem Wachsthum die Kreuzfurche gewissermaassen gleichen Schritt halten musste.

Auch die Vergleichung mit dem Gehirn von *Nasua socialis* lässt die Richtigkeit der Deutung der *F. cruciata* ausser Zweifel. Zwischen *F. cruciata* und *F. coronalis* liegt die verästelte *F. posteruciata*, die in ihrer Richtung gleichsam von der *F. praecrucata* fortgesetzt wird.

Letztere entspringt nahezu rechtwinklig aus der *F. cruciata* und verläuft bis zur Mediankante, die sie tief einschneidet.

8) Sehr entwickelt ist die *F. prorea*; sie liegt auf dem Stirnlappen und verläuft zum Medianspalt parallel.

9) *F. olfactoria*. Dieselbe ist mit ihrem obern Ende auf der lateralen Fläche noch sichtbar; im Uebrigen liegt sie in der vom Bulbus olfactorius bedeckten Grube.

Zusammenfassung.

Bezüglich einer allgemeinen Charakteristik des Carnivorenhirns kam ich zu theilweise verschiedenen Resultaten wie meine Vorgänger in dieser Untersuchung; ich möchte diese Ergebnisse auch noch in etwas prägnanterer Form zusammenfassen.

Hiernach lassen sich als charakteristische Merkmale aufstellen:

a) Für das Gehirn der Caniden.

Die *F. anterior* und *F. postica* sind durch ein Mittelstück mit einander verbunden, wodurch die bekannte erste Bogenfurche zu Stande kommt.

b) Für das Gehirn der Feliden.

Die *F. anterior* und *F. postica* sind zwar immer vorhanden, durch das Fehlen des Scheitelstückes ist jedoch der Bogencharakter verloren gegangen.

c) Für das Gehirn der Hyäniden.

Die F. anterior ist im Gegensatz zur F. postica nur noch zu einem kleinen Theil auf der Gehirnoberfläche sichtbar.

d) Für das Gehirn der Viverriden.

Die F. anterior ist vollständig verschwunden.

e) Für das Gehirn der Musteliden und Ursiden.

Ausser der F. anterior fehlt hier auch die F. postica. Als charakteristischer Unterschied zwischen beiden Familien lässt sich ausser der Grössendifferenz ihrer Gehirne das Verhalten der F. cruciata anführen, die bei den Musteliden mit der F. splenialis verbunden, bei den Ursiden von letzterer durch einen verhältnissmässig breiten Zwischenraum getrennt ist.

Was meine übrigen Befunde betrifft, so lassen sich dieselben in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Die Furchen am Hundehirn variiren sämmtlich, es bestehen jedoch Unterschiede in Bezug auf die Häufigkeit, mit welcher dies geschieht.

Noch constant zu nennen sind: F. cruciata, F. medilateralis, F. ansata, F. praesylvia, F. coronalis und F. anterior, während F. suprasylvia, F. Sylvii, F. ectolateralis, F. postica und F. lateralis in der Mehrzahl der untersuchten Fälle sich atypisch verhalten.

2) Die Theorie ROGNER's, dass das Variiren der Furchen Uebergänge einer Form in die andere vermittele, erweist sich nicht für alle Furchenvarietäten zutreffend. Dieselben haben vielfach nur die Bedeutung von rein individuellen Bildungen.

3) Die F. diagonalis KRUEG am Ungulatenhirn ist ihrer ganzen Lage nach als das Homologon der F. anterior der Carnivoren anzusehen.

Die Deutung der von KRUEG als F. diagonalis angeführten Furche am Felidenhirn ist hiernach falsch.

Letztere Furche stellt vielmehr genetisch das losgelöste vordere Ende der F. suprasylvia dar; die Ablösung wird ausserdem noch bei den Caniden und zwar bei der Gattung *Canis* als Variation beobachtet.

4) Das Hyänidenhirn besitzt eine gut entwickelte F. medilateralis. Dieselbe ist von der F. lateralis getrennt und liegt wegen der eigenartigen Form des Hinterlappens zum grossen Theil auf der Medianfläche.

5) Die am Hyänidenhirn aus der Spitze der F. Sylvii hervorragende kurze Furche ist, wie ich mit PANSCH übereinstimme, der Rest der in den Spalt der F. Sylvii hinein getretenen F. anterior. Auf

Grund dieses Verhaltens bildet das Gehirn der Hyäniden eine wichtige Uebergangsform zwischen Feliden einerseits und Viverriden andererseits.

6) Bei *Herpestes* ist die F. Sylvii eine verhältnissmässig lange Furche, hingegen fehlt die F. anterior. Hiernach ist der von KRUEG geltend gemachte Unterschied zwischen *Genetta* und *Herpestes* nicht vorhanden, und die Viverriden bilden auch hinsichtlich ihres Furchen-typus eine einheitliche Gruppe.

7) Die F. medilateralis am Mustelidenhirn liegt bei den grössern Gattungen entweder ganz oder zum grossen Theil auf der Median-fläche.

Es entspricht hiernach das Verhalten dieser Furche vollständig jenem am Ursidenhirn.

Die vorliegende Arbeit wurde im Studienjahr 1897/99 im zoo-logischen Institut der Universität Tübingen angefertigt.

Für die Ueberlassung der Arbeit und für das theilweise reiche Material, welches mir für meine Untersuchung bereitwilligst zur Ver-fügung gestellt wurde, schulde ich dem verstorbenen Herrn Prof. Dr. EIMER vielen Dank.

Zu nicht minder hohem Dank fühle ich mich dem gegenwärtigen Vorstande des Instituts, Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN, für das grosse Wohlwollen, welches er meiner Arbeit entgegengebracht hat, verpflichtet.

Herrn Privatdocent Dr. HESSE und der Assistentin Frl. Dr. Gräfin MARIA VON LINDEN sage ich für das Interesse, welches sie für meine Arbeit gezeigt haben, gleichfalls meinen herzlichen Dank.

Tübingen, 1. März 1899.

Literaturverzeichniss.

1. LEURET et GRATIOLET, Anatomie du système nerveux, I, II, mit Atlas. Paris 1839—57.
2. HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele des Menschen und der Thiere nach Alter, Geschlecht und Rasse. Jena 1854.
3. DARESTE, Troisième mémoire sur les circonvolutions du cerveau chez les Mammifères, in: Ann. Sc. nat., (sér. 4) Zool., V. 3, 1855, p. 65—111, tab. 2—3.
4. GERVAIS, P., Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Carnivores vivants et fossiles, suivi de remarques sur la classification de ces animaux, in: Nouv. Arch. Mus. Hist. nat., V. 6, 1870, p. 103—162, tab. 3—9.
5. FLOWER, On the anatomy of the Proteles, in: Proc. zool. Soc. London, 1869, p. 474—496.
6. OWEN, R., On the anatomy of Vertebrates, V. 3, Mammals. London 1868.
7. WILDER, The outer cerebral fissures of Mammalia (especial Carnivora) and the limits of their homology, in: Papers chiefly anat. Amer. Assoc. Adv. Sc., 1873.
8. PANSCH, A., Ueber die typische Anordnung der Furchen und Windungen auf den Grosshirnhemisphären der Menschen und der Affen, in: Arch. Anthropol., V. 3, 1868, p. 227—257, tab. 5—8.
9. — Beiträge zur Morphologie des Grosshirns der Säugethiere. I. Die Furchen am Grosshirn der Carnivoren, in: Morph. Jahrb., V. 5, 1879, p. 193—239, tab. 14—15.
10. MEYNERT, PH., Die Windungen der convexen Oberfläche des Vorderhirns bei Menschen, Affen und Raubthieren, in: Arch. Psychiatrie, V. 7, 1877, p. 256—286.
11. ELLENBERGER u. BAUM, System. und topogr. Anatomie des Hundes. Berlin 1891, p. 490—499.
12. TURNER, W., The convolutions of the brain, in: Journ. Anat. Physiol., V. 25 (N. Ser., Vol. 5), 1891, p. 105—153.
13. MIVART, G., Notes on the cerebral convolutions of the Carnivora, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., V. 19, 1886, p. 1—25.
14. KRUEG, J., Ueber die Furchung der Grosshirnrinde der Ungulaten, in: Z. wiss. Zool., V. 31, 1878, p. 297—345, tab. 20—23.

15. KRUEG, J., Ueber die Furchen auf der Grosshirnrinde der zono-placentalen Säugethiere, in: Z. wiss. Zool., V. 33, 1880, p. 595—667, tab. 34—38.
 16. ZIEHEN, TH., Zur vergleichenden Anatomie der Hirnwindungen mit specieller Berücksichtigung der Gehirne von *Ursus maritimus* und *Trichechus rosomarus*, in: Anat. Anz., 1890, p. 692.
 17. FAMILIANT, V., Beiträge zur Vergleichung der Hirnfurchen bei den Carnivoren und Primaten, im Anschluss an die Untersuchung eines Löwengehirns. Bern 1885.
 18. BENEDIKT, M., Anatomische Studien an Verbrechergehirnen. Wien 1879.
 19. ROGNER, V., Ueber das Variiren der Grosshirnfurchen bei *Lepus*, *Ovis* und *Sus*, in: Z. wiss. Zool., V. 39, 1883, p. 596—614, tab. 25.
 20. MARTIN, Entwicklung der Furchen von Katze und Rind, in: Arch. wiss. prakt. Thierheilkde., V. 21, 1895.
 21. ELLENBERGER, Die Furchen der Grosshirnoberfläche des Pferdes, der Wiederkäuer und des Schweines, *ibid.*, V. 18, 1892, p. 267.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>rh</i>	Fissura rhinalis	<i>l</i>	Fissura lateralis
<i>rh p</i>	rhinalis posterior	<i>a</i>	ansata
<i>Sy</i>	Sylvii	<i>co</i>	coronalis
<i>ps</i>	praesylvia	<i>f</i>	confinis
<i>an</i>	anterior	<i>c</i>	cruciata
<i>p</i>	postica	<i>cp</i>	posteruciata
<i>ss</i>	suprasylvia	<i>pc</i>	praecruciata
<i>ssp</i>	suprasylvia posterior	<i>pr</i>	prorea
<i>el</i>	ectolateralis	<i>o</i>	olfactoria
<i>ml</i>	medilateralis		

Tafel 36.

Fig. 1. Gehirn von *Canis vulpes* in dorsaler Ansicht.

Fig. 2. Dasselbe in lateraler Ansicht.

Fig. 3. Gehirn von *Canis familiaris* in lateraler Ansicht. F. anterior und F. postica mit einander verbunden: normal.

Fig. 4. Gehirn von *Canis familiaris* in lateraler Ansicht. F. anterior und F. postica von einander getrennt: Uebergangsform.

Fig. 5. Gehirn von *Canis familiaris* in lateraler Ansicht, rechte Hemisphäre. Fissura x mit dem vordern Schenkel der F. suprasylvia verbunden: normal.

Fig. 6. Dasselbe Gehirn in lateraler Ansicht, linke Hemisphäre (der Uebersicht wegen rechts gezeichnet). Fissura x ist hier abgetrennt und mit der F. anterior verbunden: Uebergangsform.

Fig. 7. Gehirn von *Felis leopardus* in lateraler Ansicht. F. anterior und F. postica mit einander verbunden: Uebergangsform. Gleichzeitig ist die zum Unterschied von den Caniden regelmässige Ablösung der Fissura x veranschaulicht.

Fig. 8. Gehirn von *Felis catus dom.* in lateraler Ansicht. F. anterior und F. postica von einander getrennt: normal. Fissura x gleichfalls normal.

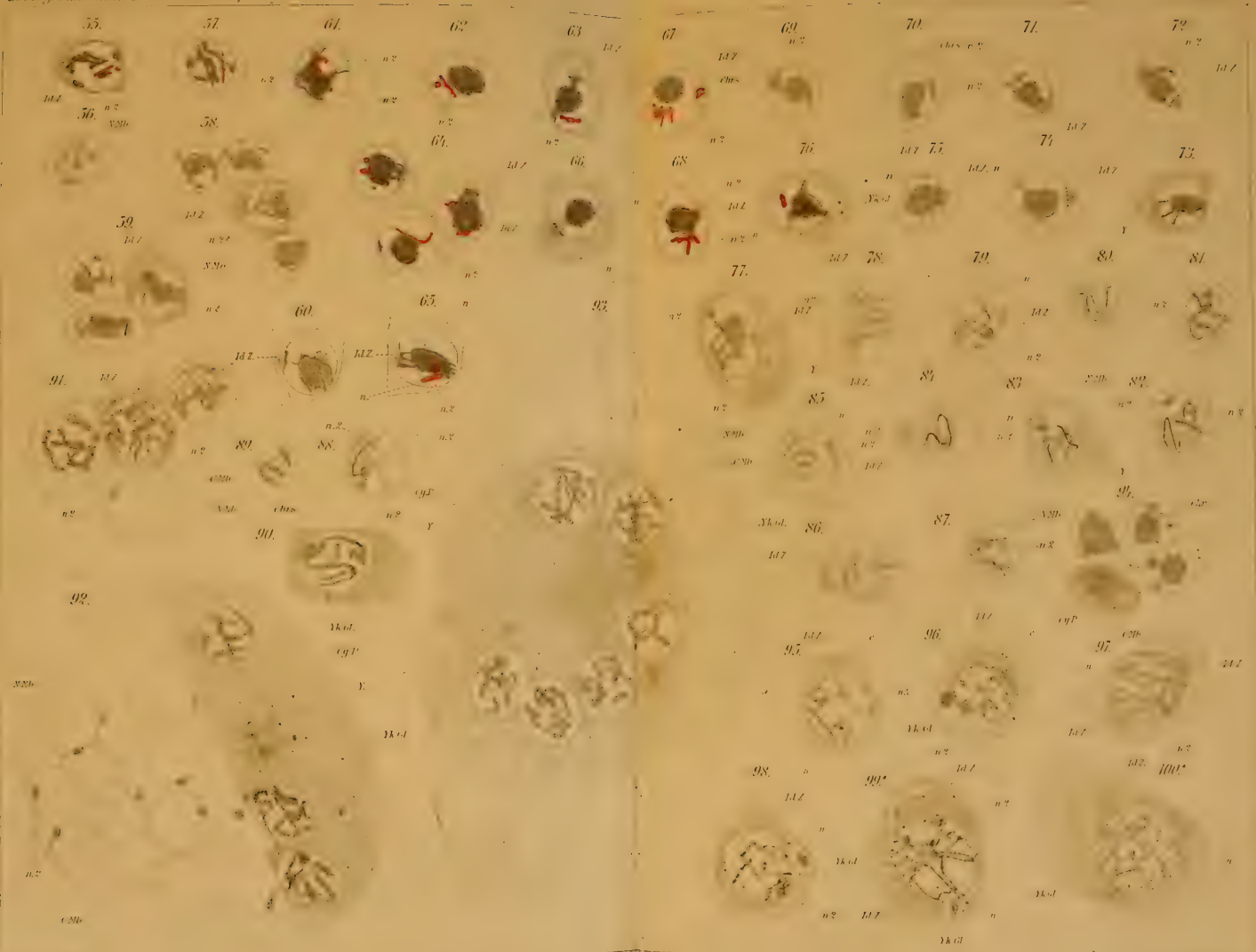
Fig. 9. Gehirn von *Felis catus dom.* in dorsaler Ansicht.

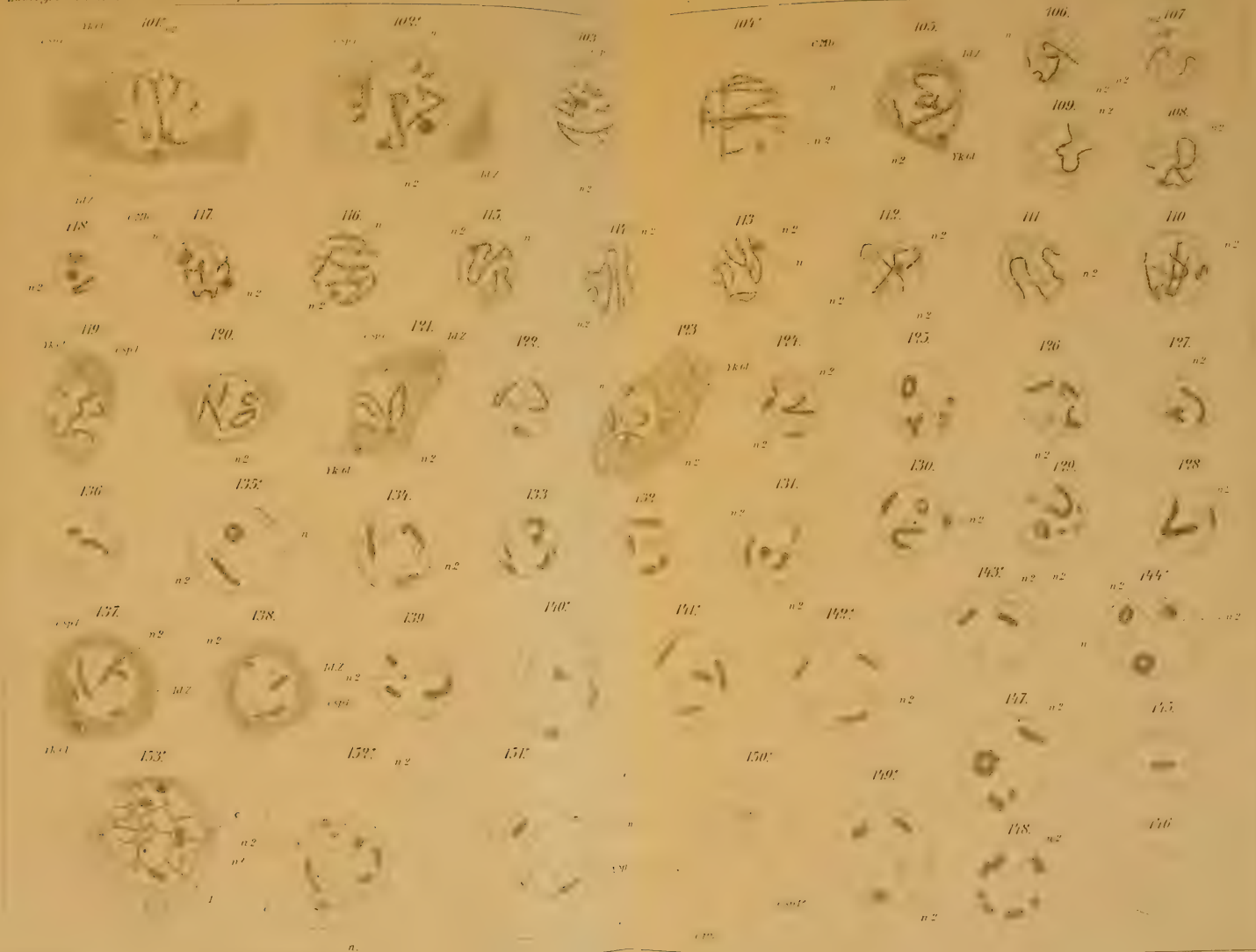
- Fig. 10. Gehirn von *Felis catus dom.* in lateraler Ansicht.
 Fig. 11. Gehirn von *Felis leo juv.* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 12. Dasselbe in lateraler Ansicht.
 Fig. 13. Gehirn von *Felis caracal* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 14. Dasselbe in lateraler Ansicht.
 Fig. 15. Gehirn von *Felis concolor* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 16. Dasselbe in lateraler Ansicht.

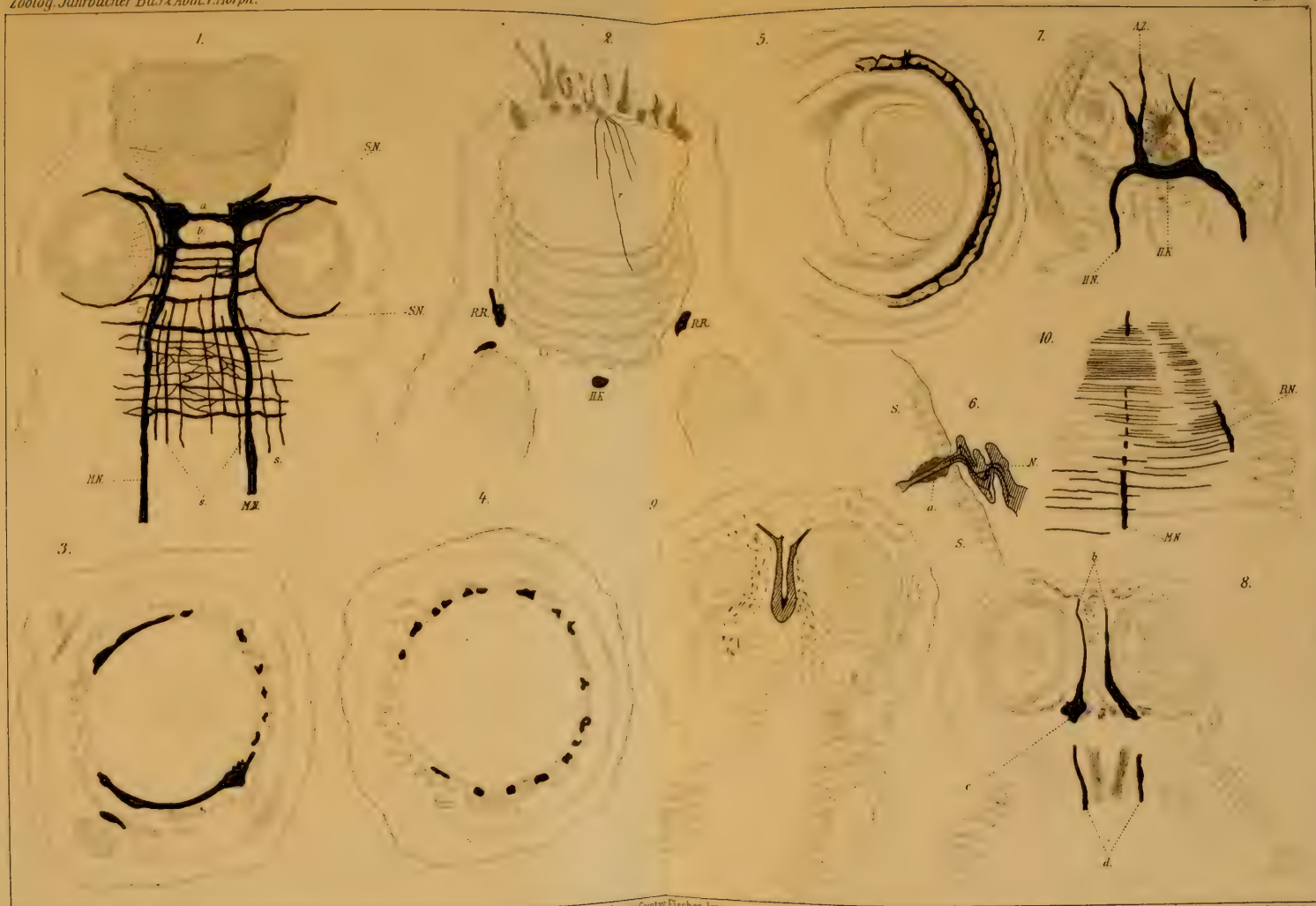
Tafel 37.

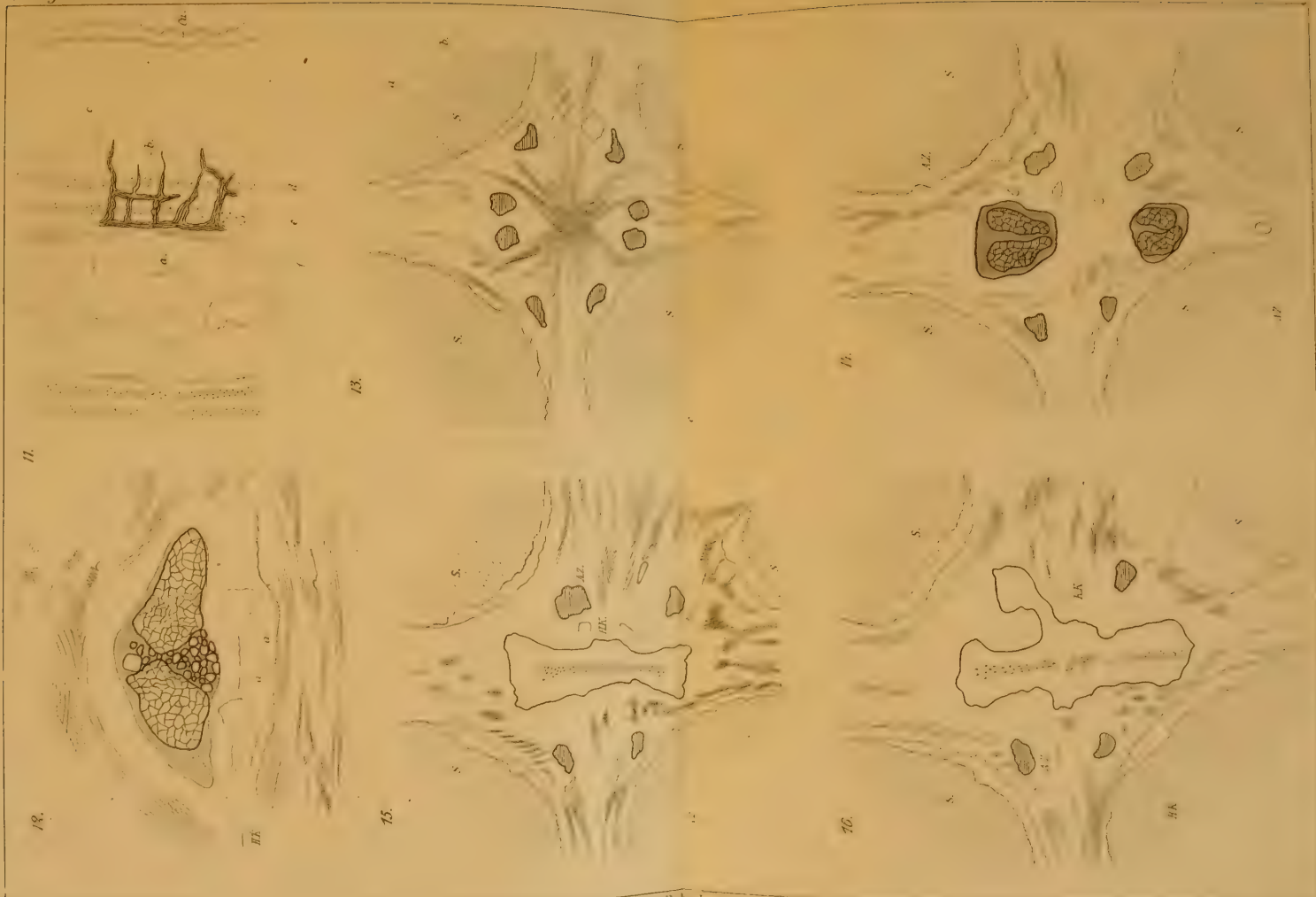
- Fig. 17. Gehirn von *Hyaena striata* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 18. Dasselbe in lateraler Ansicht. F. Sylvii geöffnet, um den Eintritt der F. anterior zu veranschaulichen.
 Fig. 19. Gehirn von *Herpestes ichneumon* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 20. Dasselbe in lateraler Ansicht, linke Hemisphäre, der Uebersicht wegen rechts gezeichnet.
 Fig. 21. Gehirn von *Herpestes fasciatus* in dorsaler Ansicht, rechte Hemisphäre verletzt.
 Fig. 22. Dasselbe in lateraler Ansicht, linke Hemisphäre, der Uebersicht wegen rechts gezeichnet.
 Fig. 23. Gehirn von *Genetta vulgaris* in lateraler Ansicht (nach einer Zeichnung von KRUEG).
 Fig. 24. Gehirn von *Lutra vulgaris* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 25. Dasselbe in lateraler Ansicht. Fissura y stellt den beträchtlich entwickelten Seitenast der F. coronalis dar.
 Fig. 26. Gehirn von *Meles taxus* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 27. Dasselbe in lateraler Ansicht. Fissura y bedeutet den Seitenast der F. coronalis, der hier im Gegensatz zu *Lutra* nur schwach entwickelt ist.
 Fig. 28. Gehirn von *Mustela foina* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 29. Dasselbe in lateraler Ansicht.
 Fig. 30. Gehirn von *Putorius vulgaris* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 31. Dasselbe in lateraler Ansicht.
 Fig. 32. Gehirn von *Nasua socialis* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 33. Dasselbe in lateraler Ansicht.
 Fig. 34. Gehirn von *Ursus arctos* in dorsaler Ansicht.
 Fig. 35. Dasselbe in lateraler Ansicht.

Anmerkung. Mit Ausnahme des Gehirns von *Genetta* sind sämtliche Figuren nach Originalen in natürlicher Grösse gezeichnet.

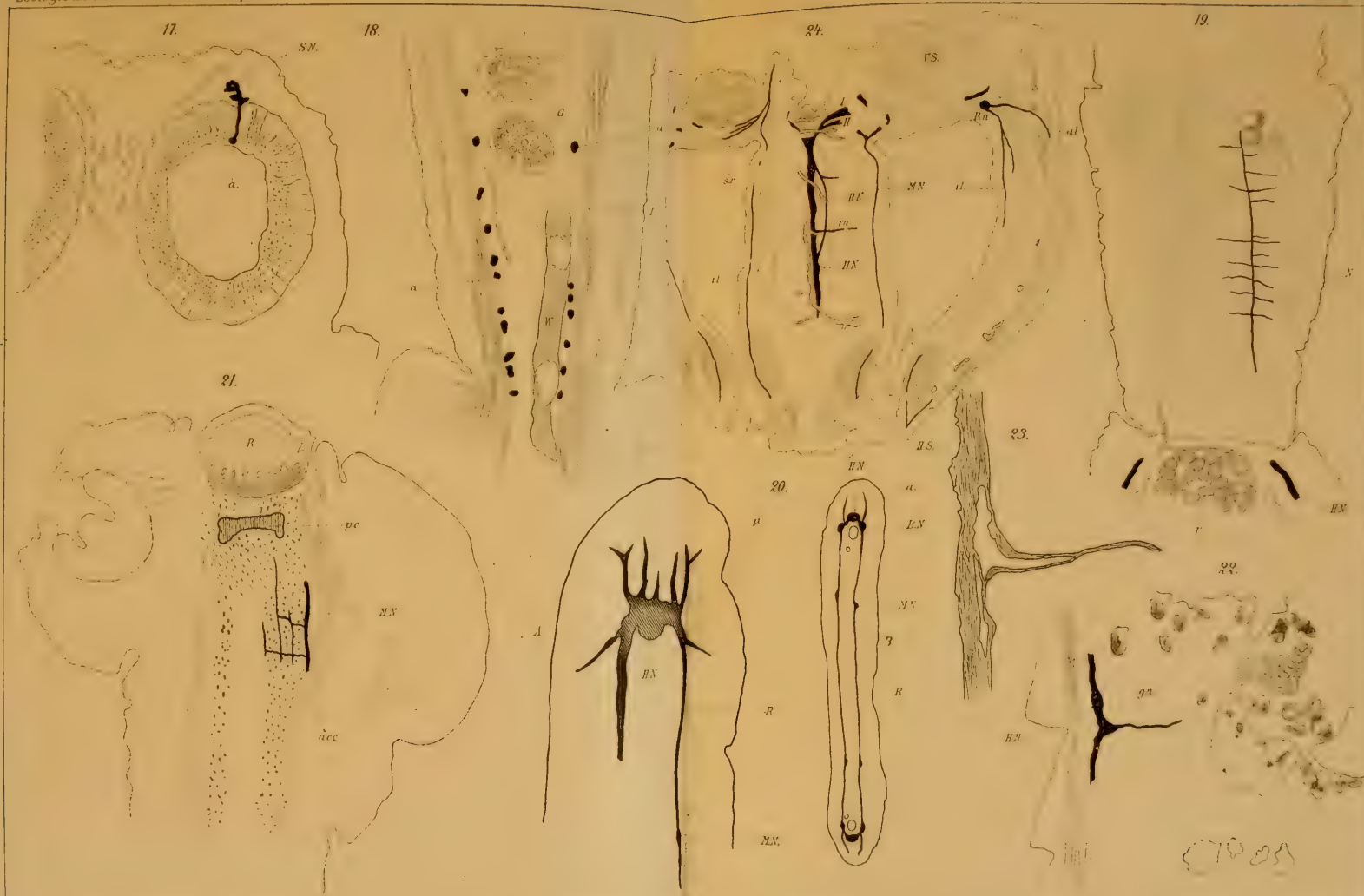


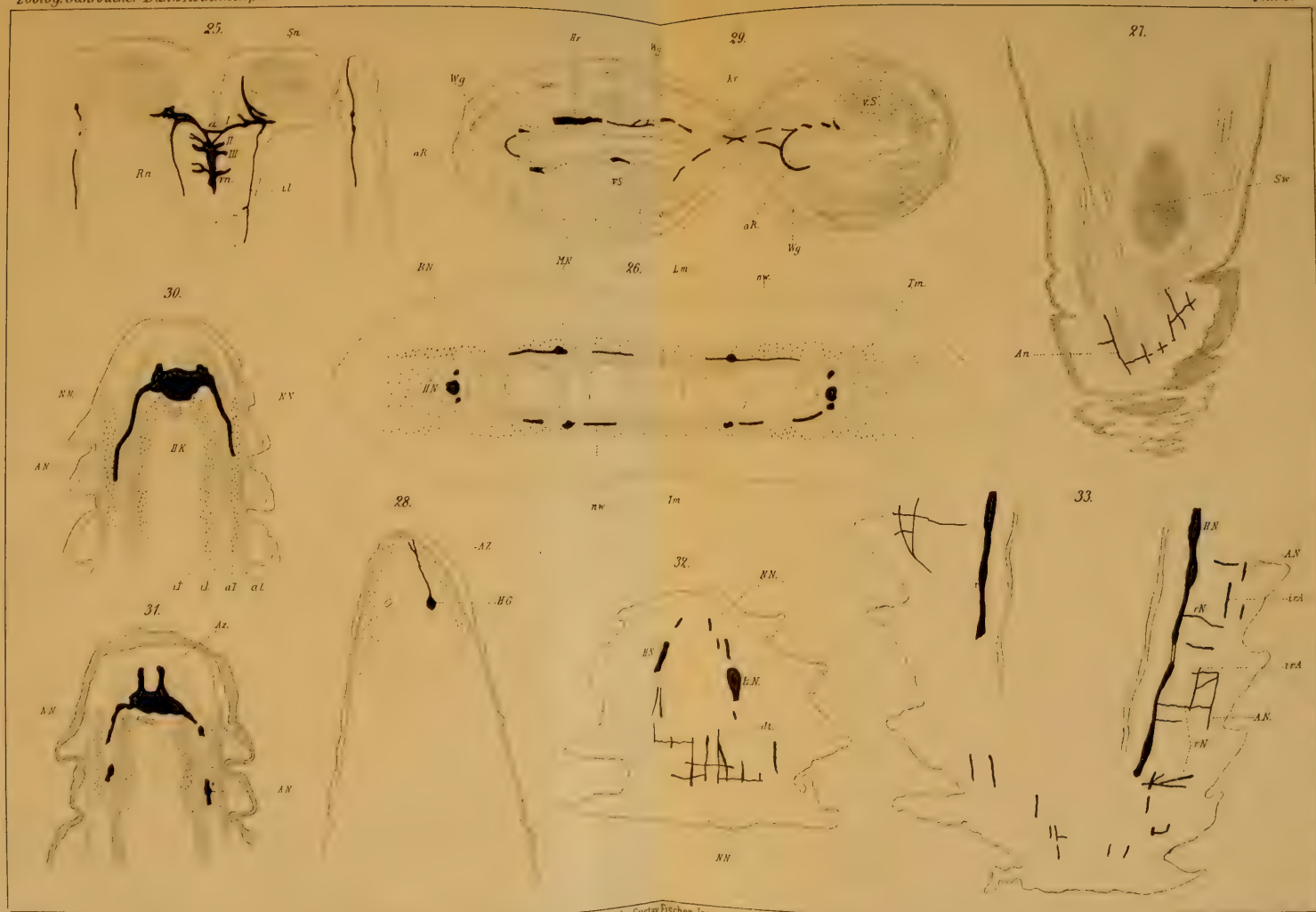


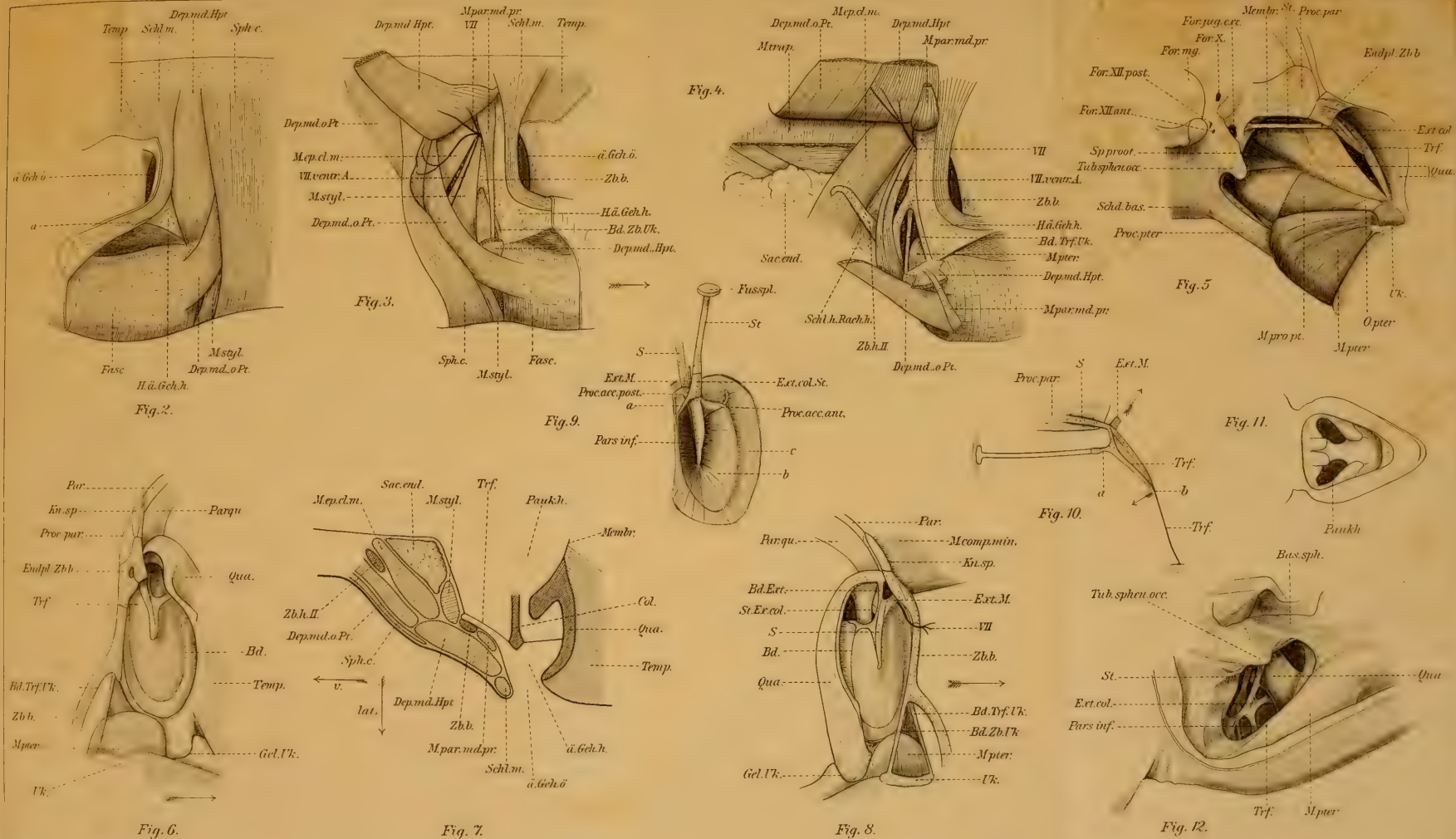












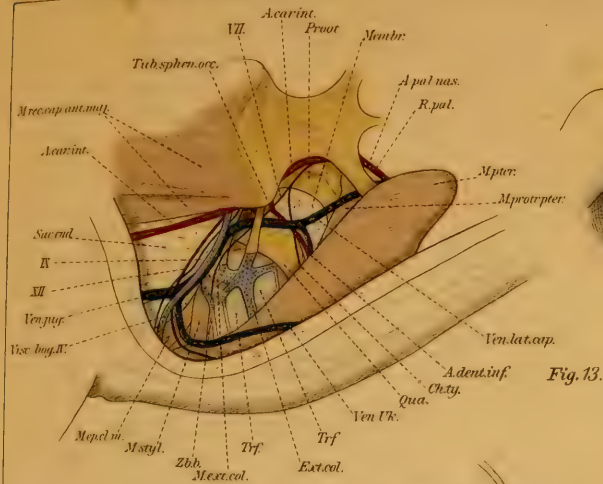


Fig. 13.

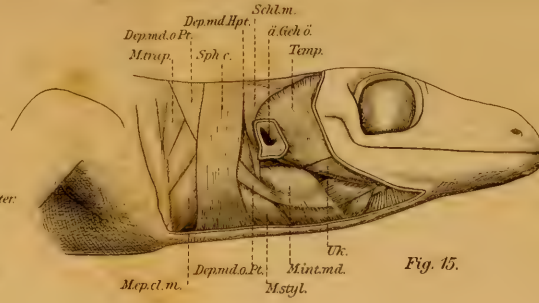


Fig. 15.

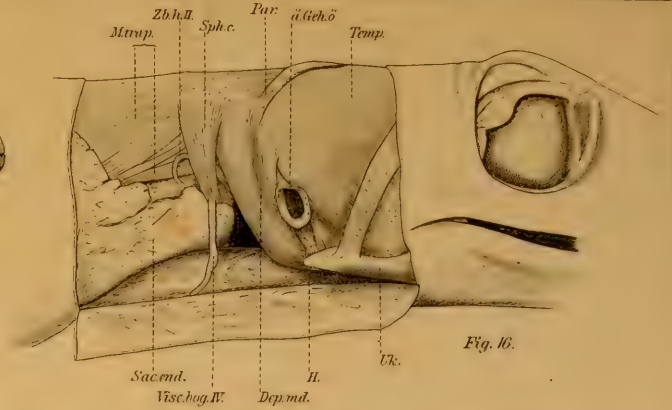


Fig. 16.

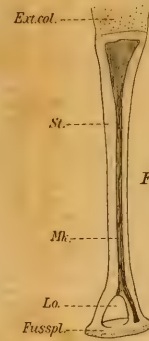


Fig. 14.

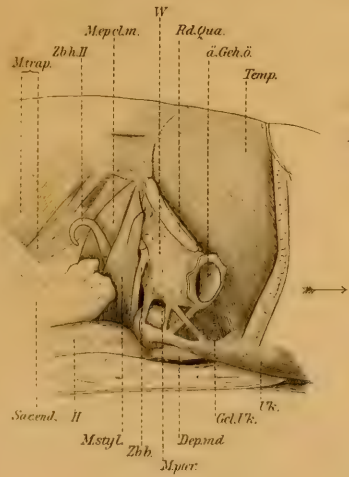


Fig. 17.

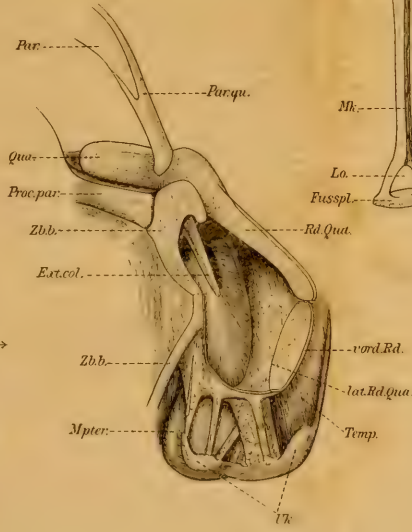


Fig. 18.

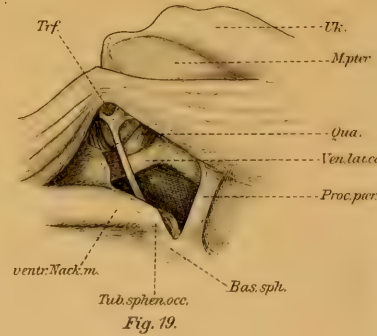


Fig. 19.

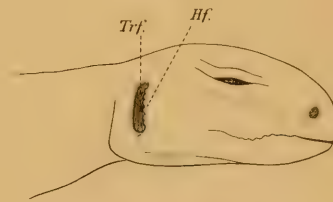


Fig. 21.

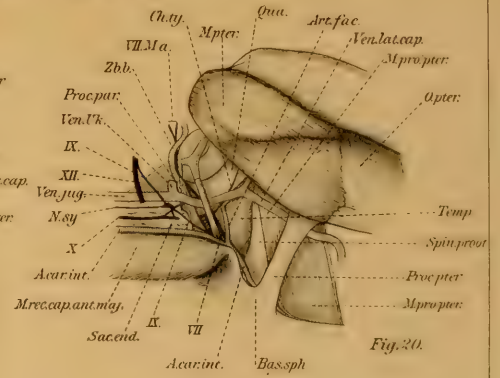


Fig. 20.

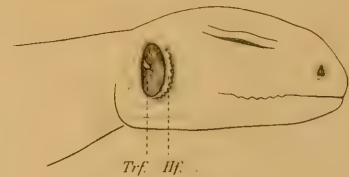


Fig. 22.



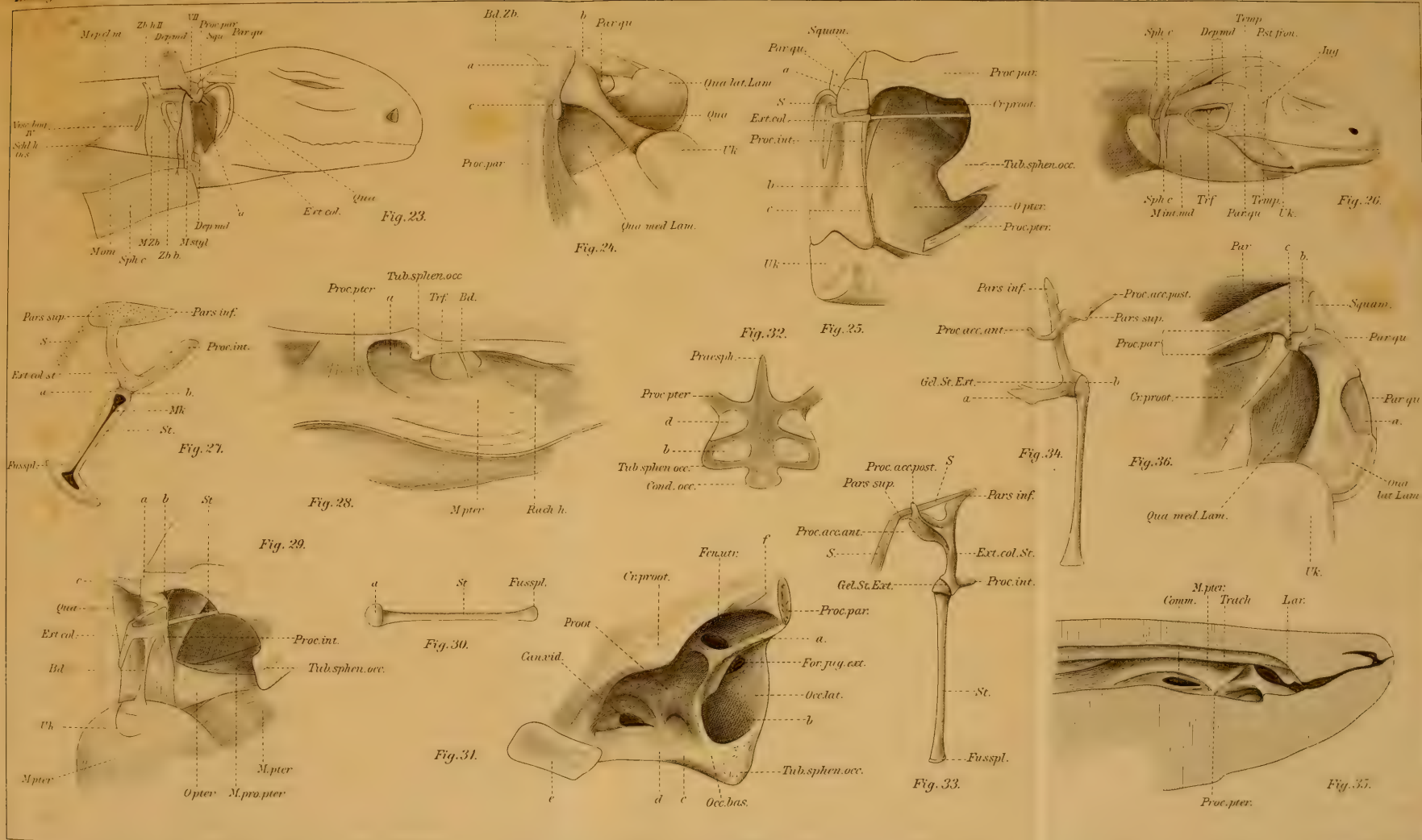


Fig. 37.

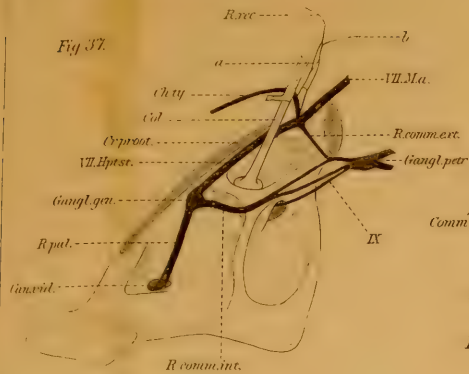


Fig. 38.



Fig. 39.

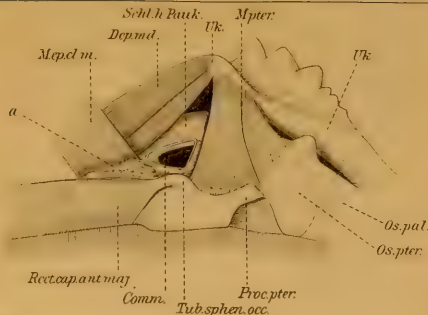


Fig. 40.

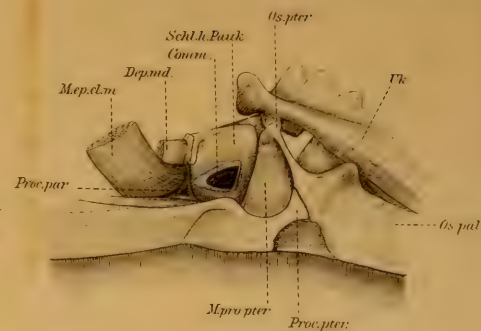


Fig. 42.

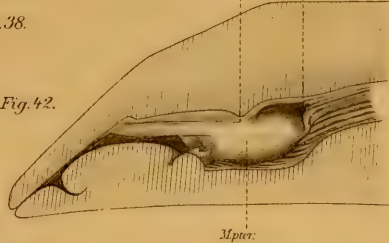


Fig. 43.

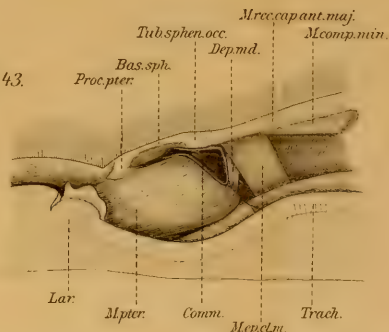


Fig. 44.

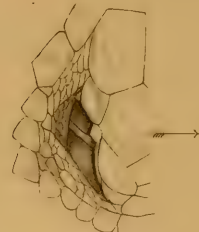


Fig. 41.

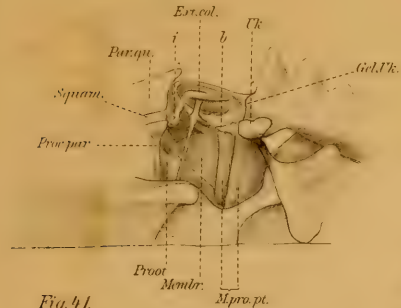


Fig. 46.



Fig. 45.

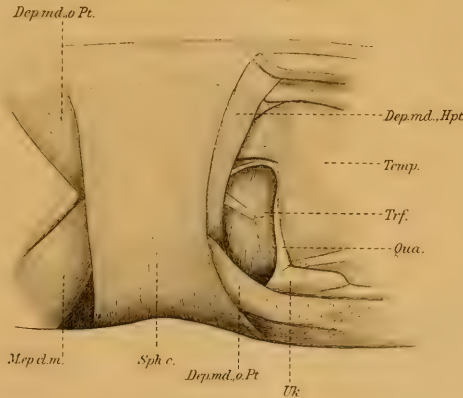


Fig. 47.

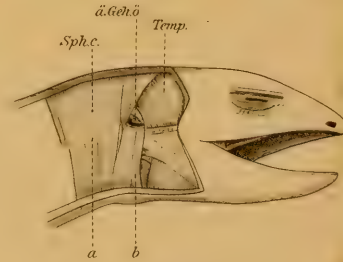
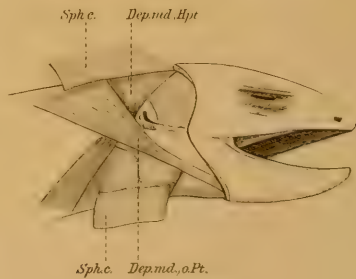
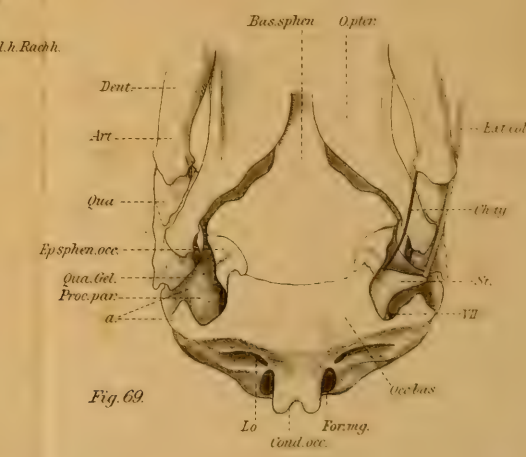
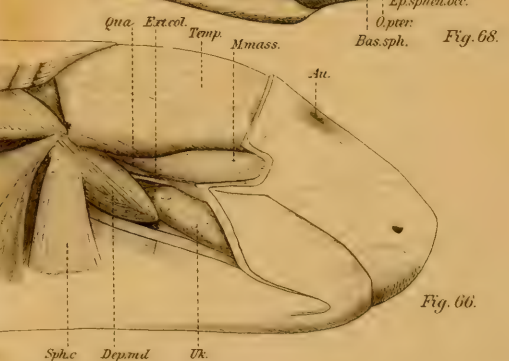
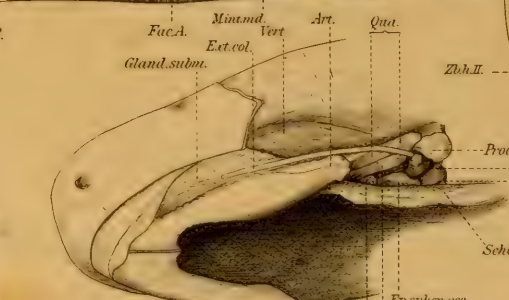
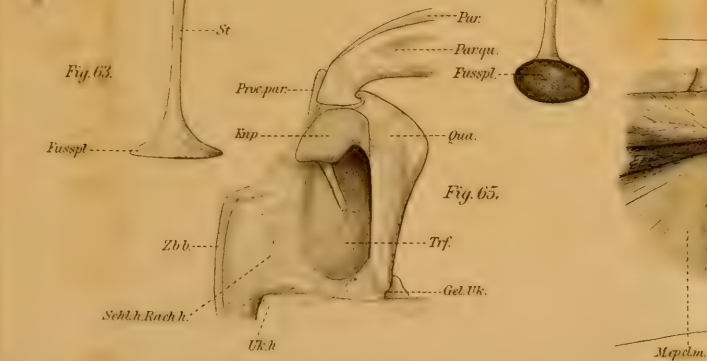
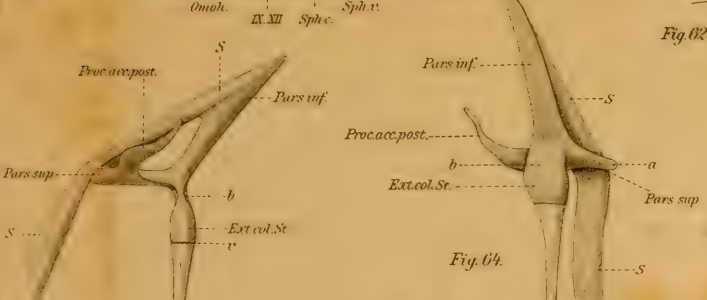
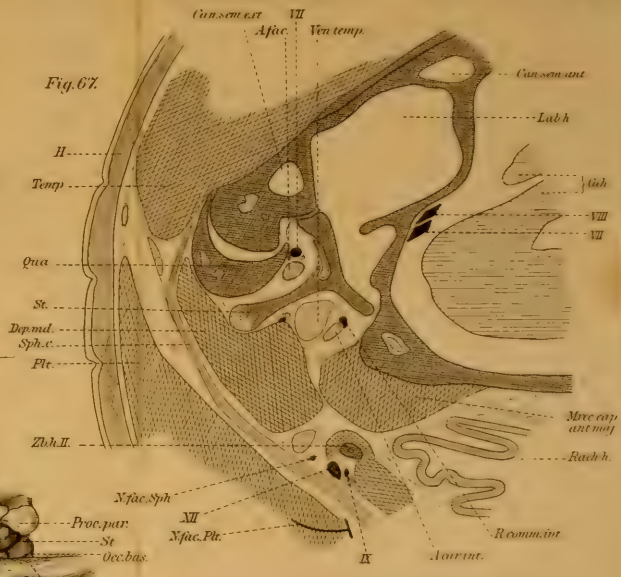
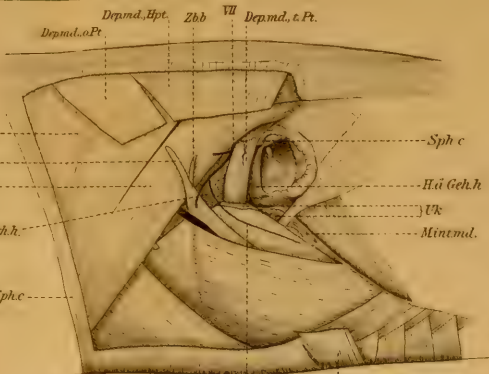
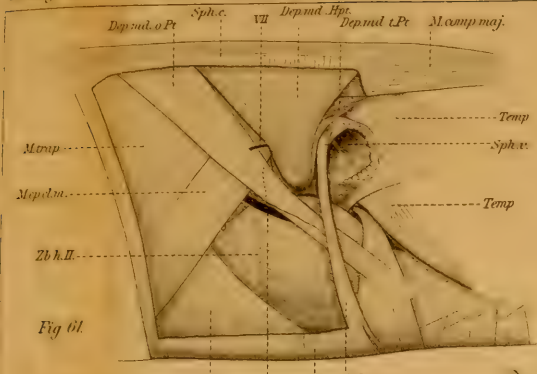


Fig. 48.





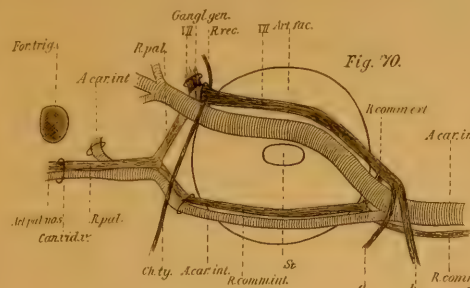


Fig. 70.

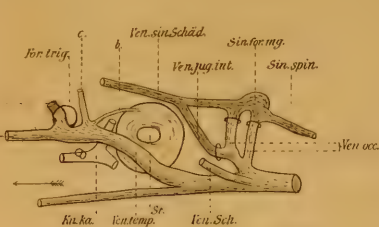


Fig. 71.

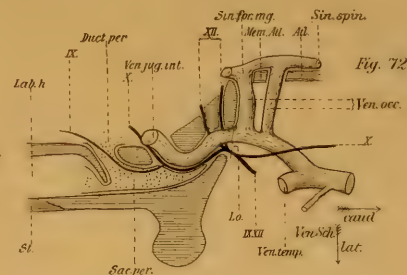


Fig. 72.

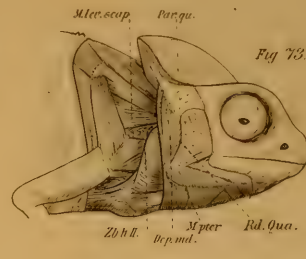


Fig. 73.

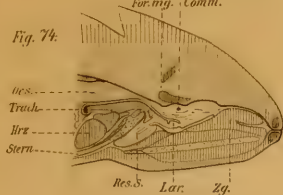


Fig. 74.

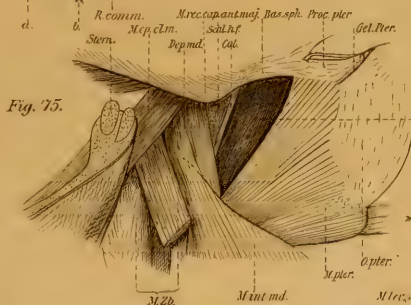


Fig. 75.

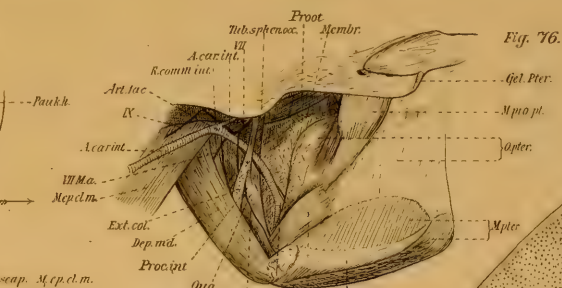


Fig. 76.

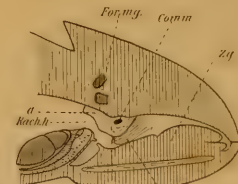


Fig. 77.

Fig. 78.

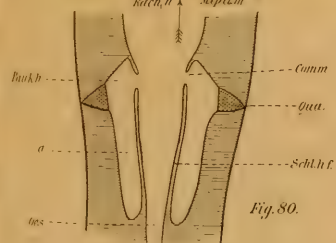
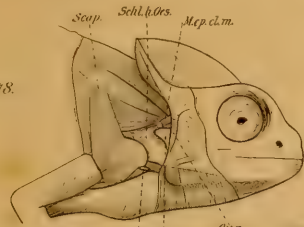


Fig. 80.

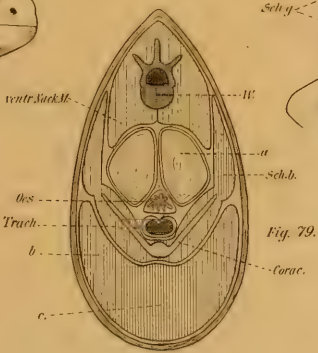


Fig. 79.

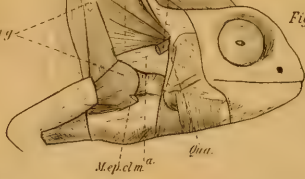


Fig. 81.

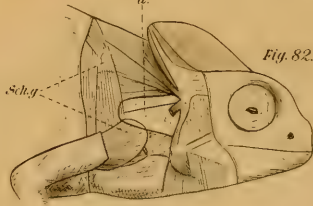


Fig. 82.

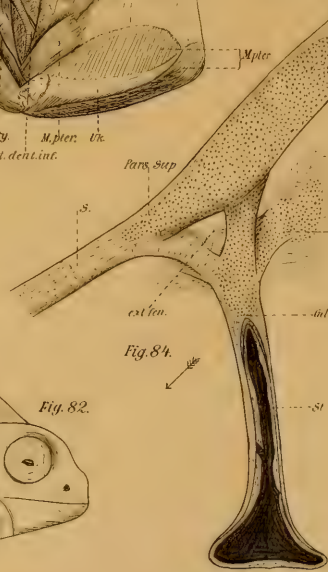


Fig. 84.

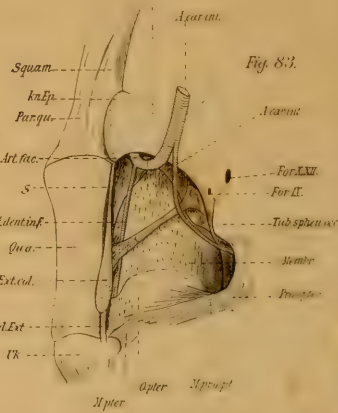
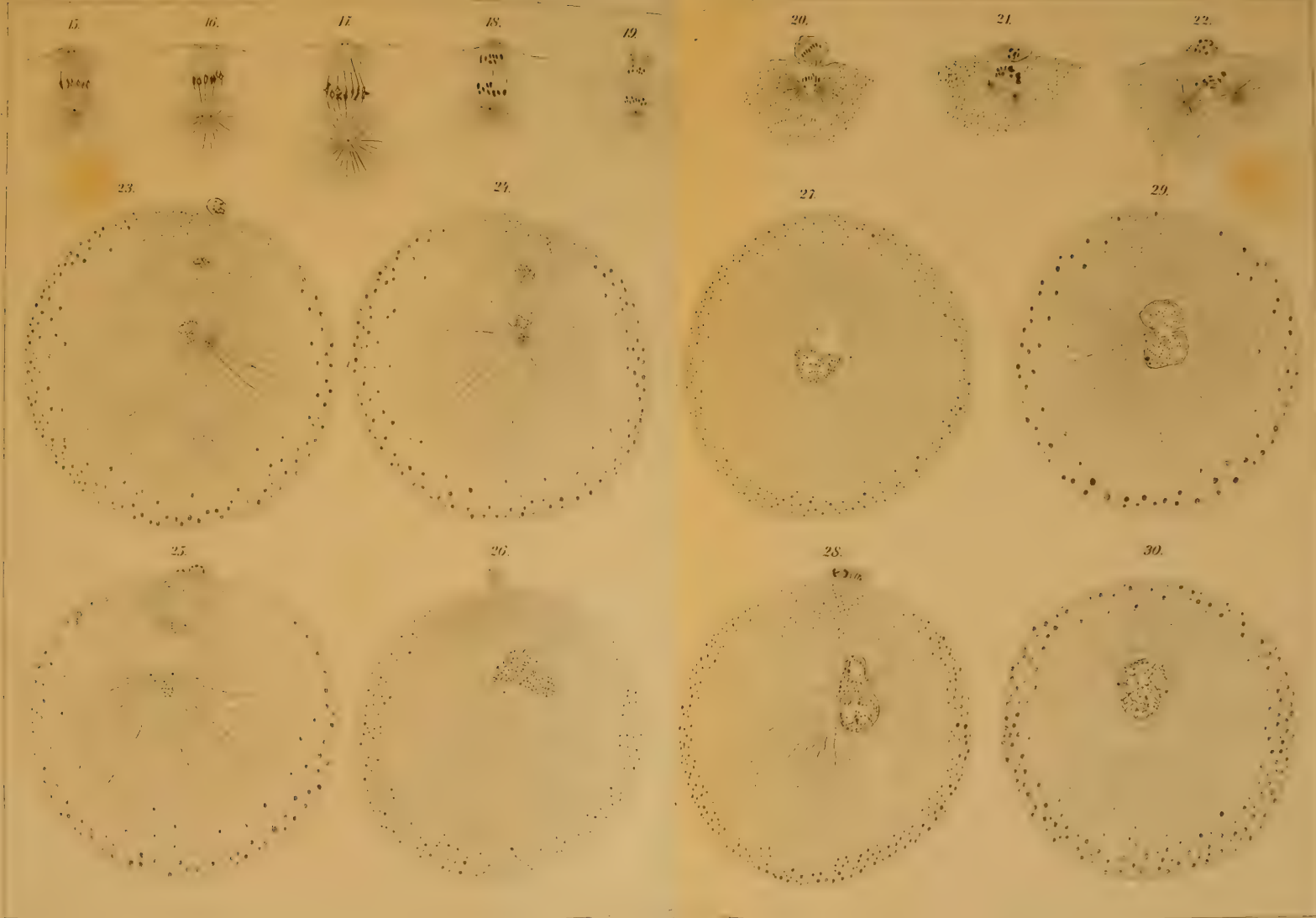


Fig. 83.







41

42

43

44

45

46

47

48

49

50

51

51

52

53

54

55

56

57

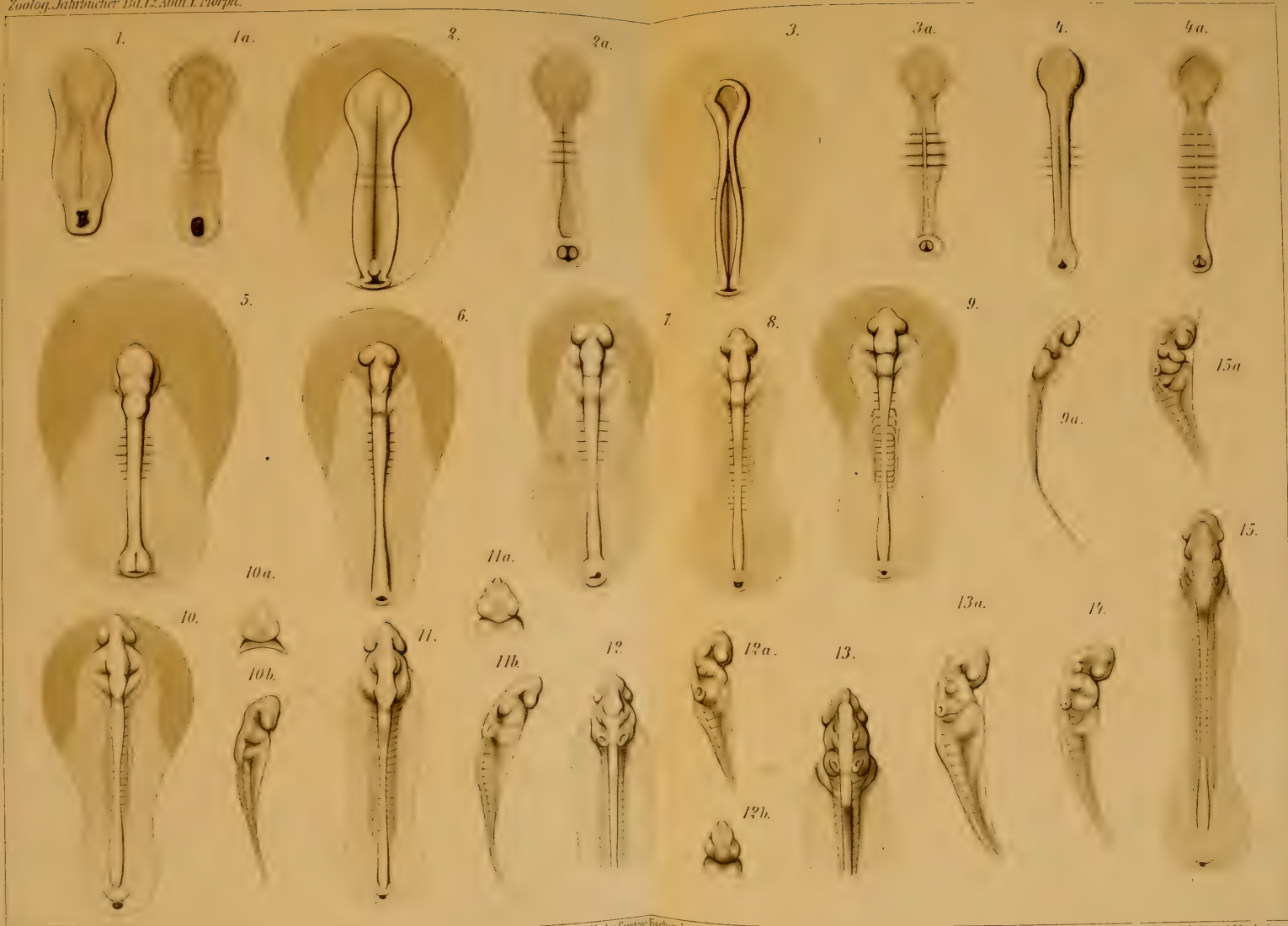
58

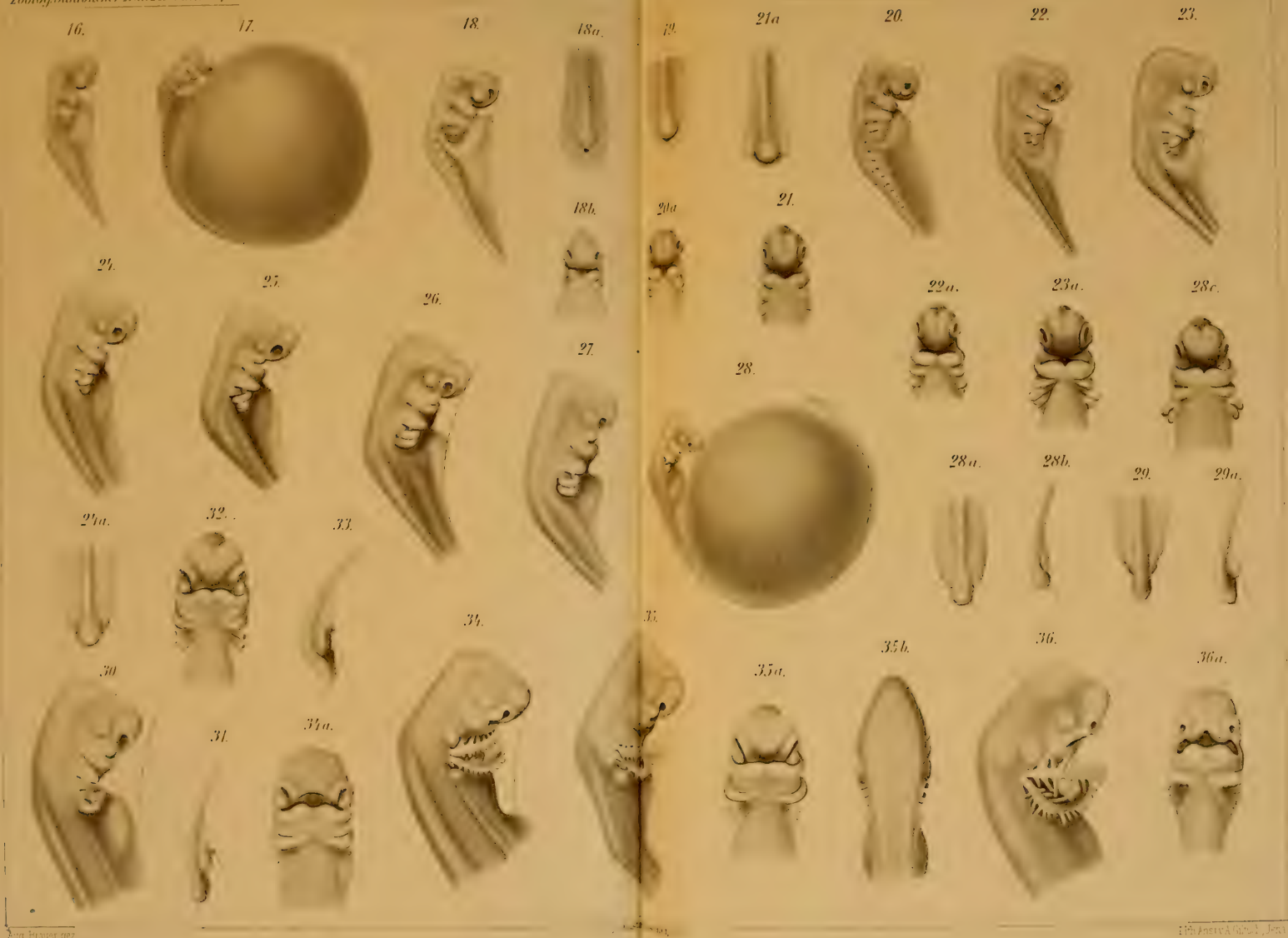
59

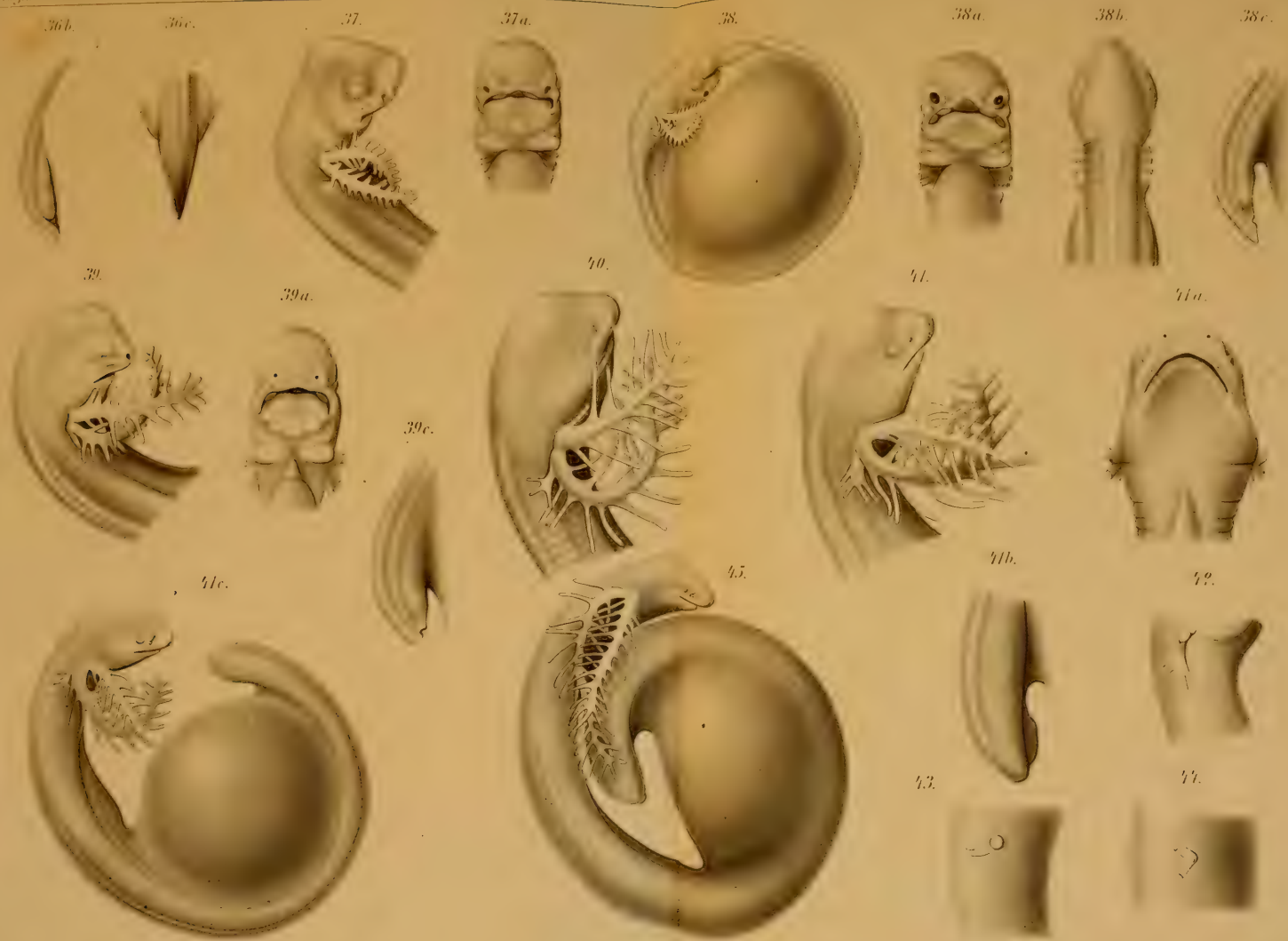
60

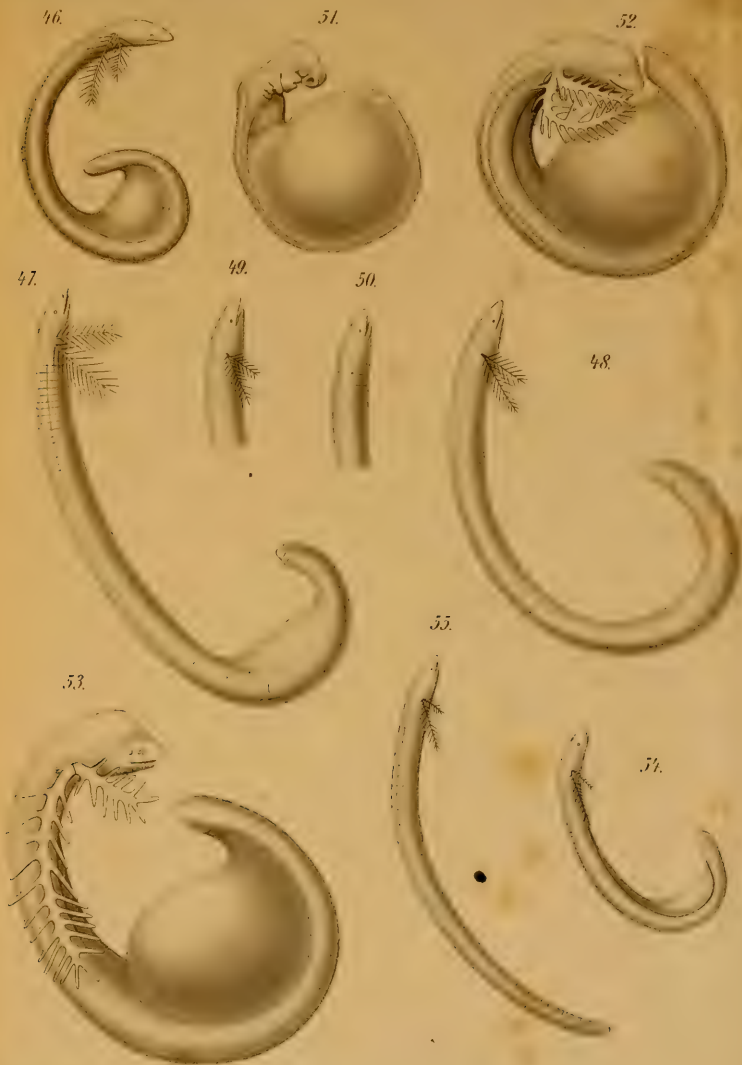




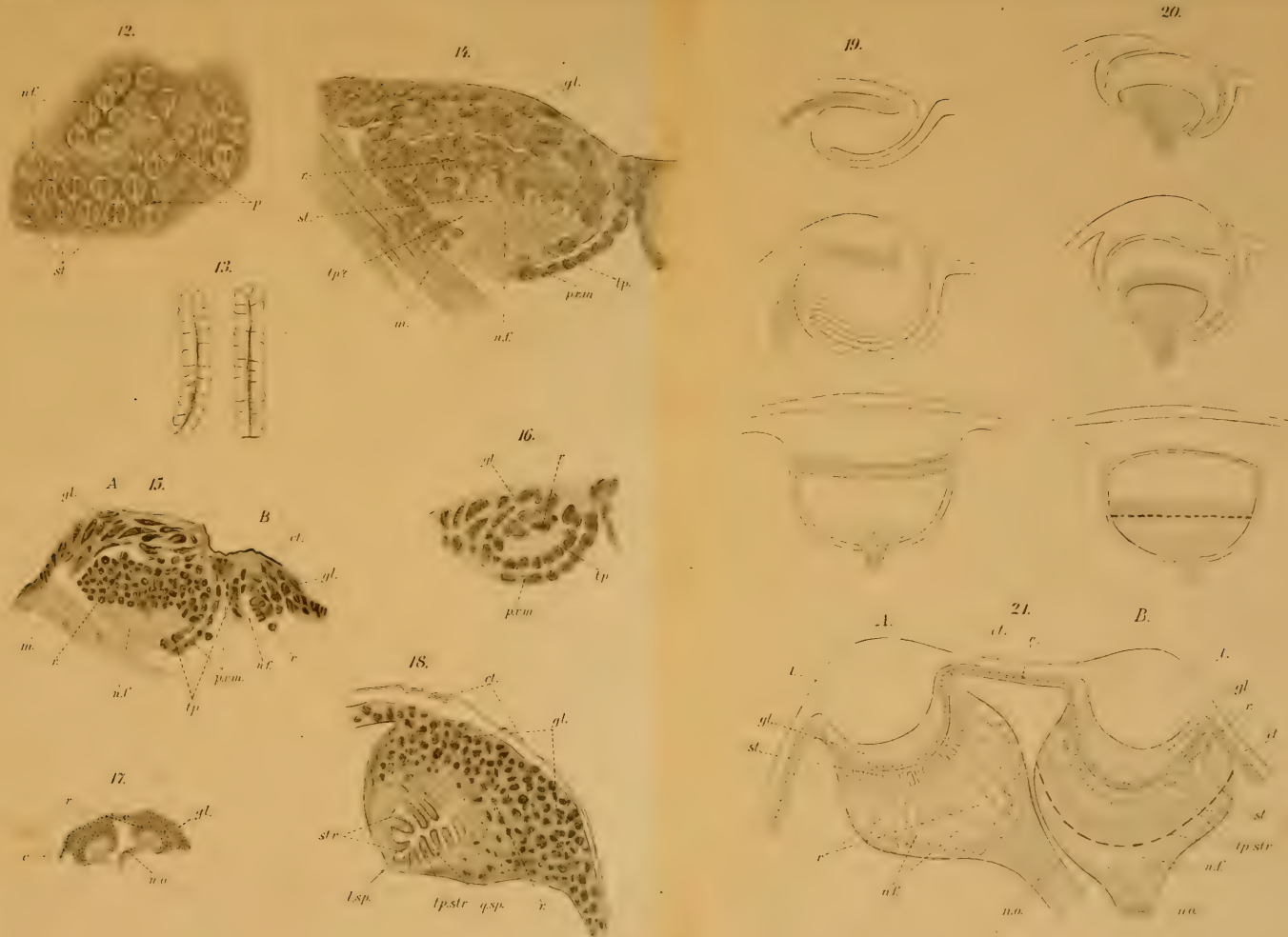


















37

38

39

40

41

42

43

44

45

46

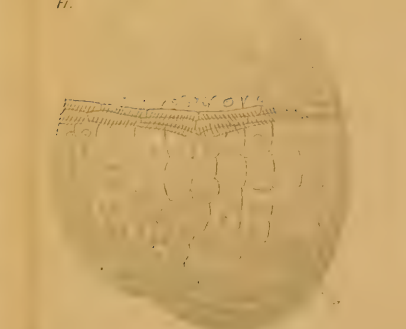
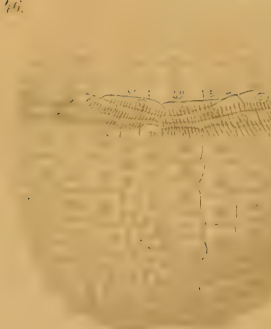
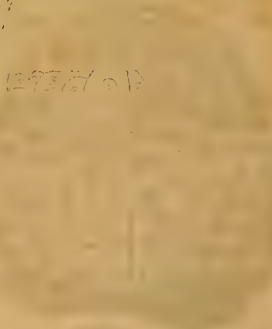
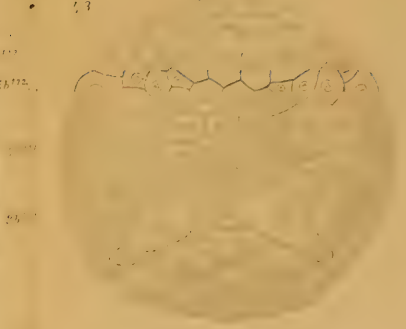
47

48

49

50

51



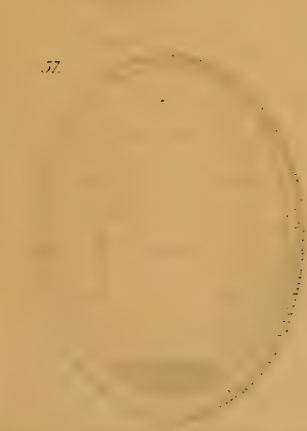
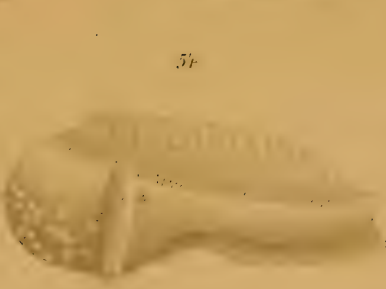
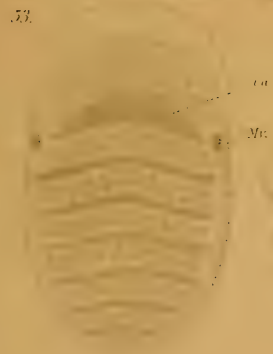


Fig. 1



Canis vulpes.

Fig. 2



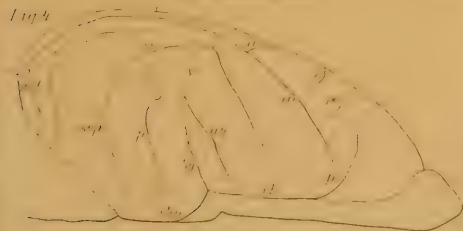
Canis vulpes.

Fig. 3



Canis familiaris.

Fig. 4



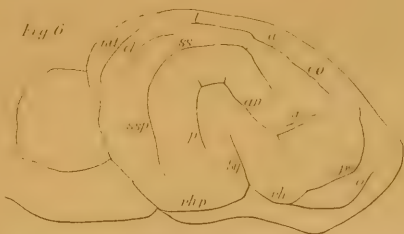
Canis familiaris.

Fig. 5



Canis familiaris.

Fig. 6



Canis familiaris.

Fig. 7



Felis leopardus.

Fig. 8



Felis catus dom.

Fig. 9



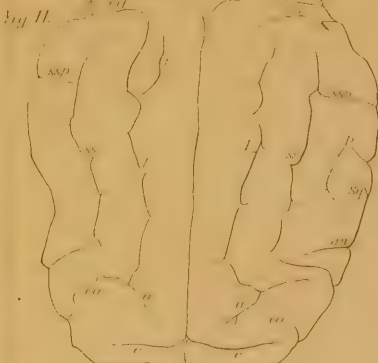
Felis catus dom.

Fig. 10



Felis catus dom.

Fig. 11



Felis leo juv.

Fig. 12



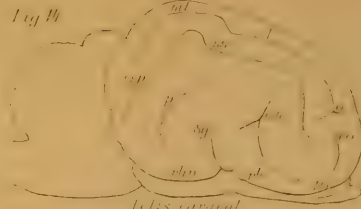
Felis leo juv.

Fig. 13



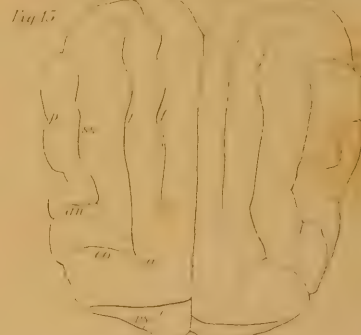
Felis caracal.

Fig. 14



Felis caracal.

Fig. 15



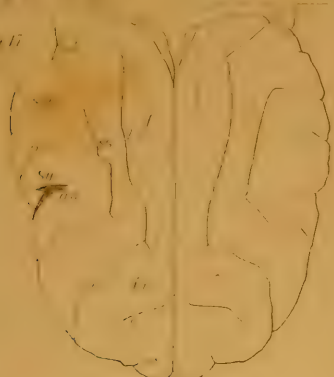
Felis caracal.

Fig. 16



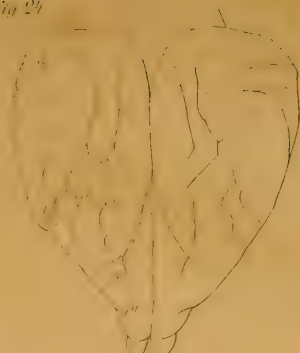
Felis concolor.

Fig. 17



Myiarcha striata.

Fig. 24



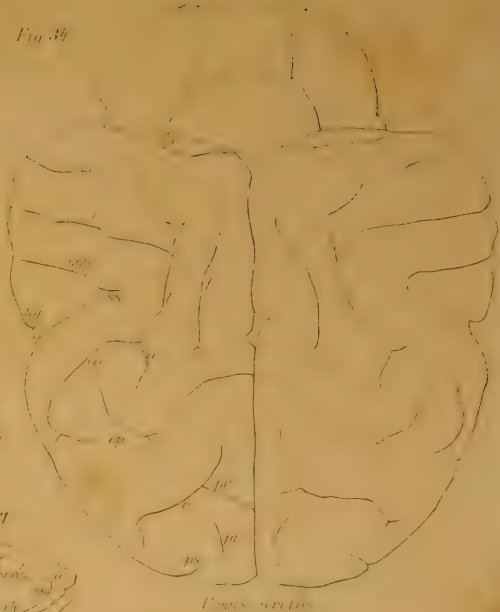
Lutra vulgaris.

Fig. 28



Mustela putorius.

Fig. 34



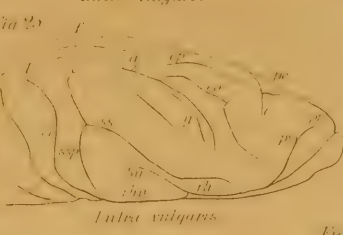
Ursus arctos.

Fig. 18



Myiarcha striata.

Fig. 25



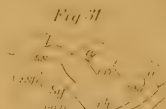
Lutra vulgaris.

Fig. 29



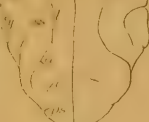
Mustela putorius.

Fig. 31



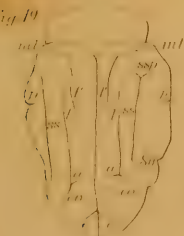
Putorius vulg.

Fig. 30



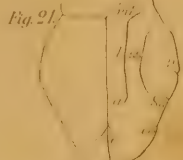
Putorius vulg.

Fig. 19



Herpestes ichn.

Fig. 21



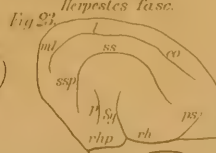
Herpestes fasc.

Fig. 20



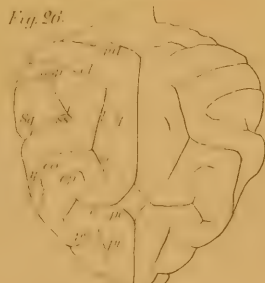
Herpestes ichn.

Fig. 22



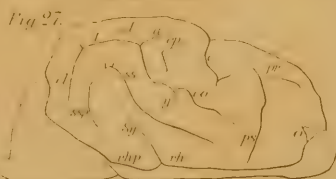
Genetta vulgaris.

Fig. 26



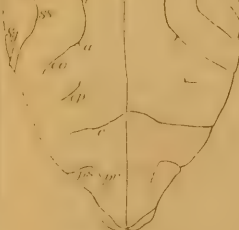
Meles taxus.

Fig. 27



Meles taxus.

Fig. 32



Nasua socialis.

Fig. 33



Ursus arctos.

Fig. 35



Nasua socialis.



159

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04289

